BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

96

N° 124 MARS-AVRIL 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

Abonnement général : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

Zoologie : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

Sciences de la Terre : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Botanique : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 124, mars-avril 1973, Zoologie 96

Contribution à la connaissance biologique et anatomo-physiologique des Pseudoscorpions [1]

par Jacqueline HEURTAULT *

Résumé. — Des observations effectuées au cours de la vie adulte et pendant le dernier cycle d'intermue établissent : l'analogie *corpora cardiaca* des Insectes — plaques paraganglionnaires, et *corpora allata* — glandes rétrocérébrales ; l'existence, pendant la période de paralysie, d'un cycle sécrétoire unique du segment muqueux de la glande coxale, synchrone du cycle des podocytes et des néphrocytes ; le rôle broyeur des deux faces de la lèvre inférieure et des faces internes de la lèvre supérieure du rostre ; le rôle filtreur des faces externes de la lèvre supérieure et des faces internes des processus maxillaires ; la vraisemblance d'une absorption prébuccale au niveau des lames maxillaires.

L'étude anatomique a permis de décrire : une chaîne sympathique latérale paire ; des organes propriorécepteurs ; l'organe sensoriel chémorécepteur des chélicères ; des glandes acineuses sécrétrices.

Abstract. — Some observations made during the adult stage and all over the last intermoult cycle show : the analogy *corpora cardiaca* of Insecta — paraganglionary plates, and *corpora allata* -- retrocerebral glands ; the existence, during the period of quiescence, of a single secretory cycle in the mucous segment of the coxal gland, synchronous to the podocytes and nephrocytes cycle ; the pounding part played by both sides of the lower lip and by the internal sides of the upper rostral lip ; the filtering part played by the external sides of the upper lip and the internal ones of the maxillar lamellae ; the probability of a prebuccal absorption, level with the maxillar lamellae.

The anatomical survey allowed us to describe : a paired lateral sympathetic cord ; proprioceptive organs ; the chemoreceptor sensory organ on the chelicera ; acinous glands.

SOMMAIRE

1. Article principal d'une thèse de doctorat soutenue le 16 juin 1972 à l'Université de Paris VI.

* *Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Des travaux très spécialisés relatifs aux Pseudoscorpions ont paru ces dernières années sur l'embryologie et la biologie de la reproduction (P. Weygoldt, 1965), sur l'ovogenèse et la spermatogenèse (T. Makioka, 1968 ; L. Boissin, 1970), sur la morphologie et l'histophysiologie comparée de quelques espèces britanniques (G. Legg, 1971), sur la trichobothriotaxie et la chétotaxie (M. Vachon, P. D. Gabbutt, 1963). M. Beier, l'auteur de « Pseudoscorpionidea » (1932) et de « Ordnung Pseudoscorpionidea » (1963), crée chaque année de nombreuses espèces nouvelles et des genres nouveaux. C'est l'utilisation de ces manuels de systématique qui nous a fait appréhender les lacunes de nos connaissances en morphologie, en anatomie et en biologie. Nous nous sommes alors fait un devoir de reprendre l'étude systématique d'espèces connues afin de déterminer les faiblesses et les limites de la systématique actuelle (J. Heurtault, 1972). En effet, pour M. Beier, seule la notion de type est généralement considérée et, pour définir une espèce (parfois un genre et même une famille), un seul spécimen est décrit, succinctement. Or, si la valeur muséologique d'un type ne peut être discutée, il est indispensable de ramener à son niveau réel la valeur des caractères étudiés. Comme la plupart des systématiciens modernes, nous pensons que la définition de l'espèce dépasse le cadre de celle du type, et qu'il est indispensable de fixer les seuils de variabilité des caractères utilisés par l'étude de la population constituée par cette espèce. Quelle que soit la notion que le taxinomiste ait de l'espèce, du genre, de la famille, de l'ordre, quelles que soient les définitions qu'il en donne, il est pour lui une nécessité : celle de mettre en évidence, par l'existence de caractères communs à toutes les espèces, l'unité du genre, par l'existence de caractères communs à tous les genres, puis à toutes les familles, l'unité de la famille, puis celle de l'ordre. L'espèce elle-même doit être définie par les caractères communs à tous les individus de l'ensemble qui la constitue (M. Vachon, 1965). Le choix de ces caractères est fondamental. Les faunes publiées, trop limitatives, sont inutilisables ; il nous a donc semblé nécessaire d'insister sur la recherche de caractères, non seulement morphologiques, mais aussi biologiques, anatomiques et physiologiques. Au point de vue biologique, nous avons limité notre étude à quelques espèces que nous pouvions nous procurer aisément et élever au laboratoire : *Neobisium caporiaccoi* Heurtault, 1966 ; *Withius hispanus* (L. Koch, 1873) ; *Rhacochelifer disjunctus* (L. Koch, 1873).

En ce qui concerne l'anatomie, nous avons eu le plus souvent recours à l'histologie qui, comme pour les Aranéides, constitue la discipline la mieux appropriée à un groupe dont les représentants sont de petite taille et très vulnérables ; exceptionnellement, quelques dissections ont été exécutées pour préciser la forme ou les rapports topographiques de certains organes. Enfin, les techniques histologiques nous ont permis d'aborder la physiologie ; or, celle-ci varie avec les diverses phases du cycle vital du Pseudoscorpion ; les fixations ont donc été pratiquées à des moments précis de la vie d'animaux dont l'âge était connu.

Au cours de nos recherches nous avons toujours essayé de faire nôtre, tout comme J. Chaudonneret (1950), la phrase de Snodgrass : « Morphology must be intimate with

function » : Anatomie et Physiologie ne peuvent être artificiellement séparées, l'être vivant est un tout indivisible. Ce qui nous a intéressée, ce ne sont ni les téguments, ni les muscles, ni les glandes, ni le système nerveux considérés isolément, mais les rapports entre ces organes, c'est-à-dire l'ensemble des complexes musculo-tégumentaires, neuro-tégumentaires, neuro-glandulaires, neuro-musculaires.

Le travail que nous avons présenté se trouve ainsi divisé en deux parties complémentaires. La première, essentiellement systématique, tend à montrer comment on peut définir aussi complètement que possible les espèces de trois familles bien représentées en Europe, en utilisant les caractères fournis par la morphologie externe et la biologie. La seconde précise ou fait connaître des caractères anatomiques négligés jusqu'à présent ; elle montre comment les structures étudiées participent à la physiologie des larves et des adultes et permettent, par leurs variations au cours du cycle vital, d'interpréter certaines phases de celui-ci. Nous ne nous dissimulons pas que les résultats obtenus posent à leur tour de nouveaux problèmes, à la solution desquels nous espérons pouvoir contribuer ultérieurement.

Liste des abréviations

a : aréole de trichobothrie
ac_1, ac_2, ac_3, ac_4, ac_5 : acini des pattes 1-5
agl : acinus glandulaire
als : arête de la lèvre supérieure

c : cœur
C : cerveau
cb : cellule basale
cc : corps central
cns : cellules neurosécrétrices
cnsp, cnst : cellules neurosécrétrices protocérébrales et tritocérébrales
co : connectif
com : commissure
Cpm, Cp_1...Cp_4 : coxae de la patte-mâchoire et des pattes ambulatoires 1-4
cpp : corps parapharyngien
crc : conduit rostro-chélicérien
crm : conduit rostro-maxillaire
cs : cellule sensorielle
cser : canaux séricigènes
ct : céphalothorax

Df, Dm : doigts fixe, mobile

eb.c. : ébauche cérébrale
eir, esr : épaississements inférieur et supérieur du rostre
end. ant. : endosternite antérieur

g : vésicule glandulaire
G_1, G_2 : glandes rétrocérébrales
gch : ganglion chélicérien
ggr : ganglion rostral
glom : glomeruli

gl. cox, gl. ven, gl. sal (ou gs), gl. ser, gl. W : glande coxale, glande à venin, glande salivaire, glande séricigène, glande de Wasmann
G. lat, G. vent : ganglions latéral et ventral
gpd, gp 1-4 : ganglions du pédipalpe et des pattes ambulatoires 1-4

h : hémocyte
hyp. dif : hypoderme différencié

I ou Int : intestin

ji : joue intermaxillaire

le : lèvre embryonnaire
li : lèvre inférieure
ls : lèvre supérieure
lse : face externe de la lèvre supérieure
lsi : face interne de la lèvre supérieure

m : muscle
M : main
m.art : membrane articulaire
me : muscle élévateur oblique du rostre
mes : mésoderme
mns : matériel de neurosécrétion
mpd : mésoderme du pédipalpe
mr : masse de rebut
MSO : masse nerveuse sous-œsophagienne

n : néphrocyte
N : nerf
Nab : nerfs abdominaux
Nc : nerf chélicérien
ng : neurone géant
NI : nerf interganglionnaire
No : nerf optique
Npg : nerf de la plaque génitale
N_1pm, N_2pm, Np_{1-4} : nerfs de la patte-mâchoire et des pattes 1-4
npm, np_1 : neuromères de la patte-mâchoire et de la patte 1
Nr : nerf récurrent
NR : nerf rostral
Nsl : nerf sympathique latéral
$Nslp_4$: nerf sympathique latéral afférent au neuromère de la patte 4

o : orifices
œ : œsophage
ogs : orifices des glandes salivaires

p : podocytes
ph : pharynx
ppg : plaque paraganglionnaire
prm : processus maxillaire
pst : pont stomodéal

R ou r : rostre

s : saccule
sbb : segment à bordure en brosse
si, se : serrule interne, serrule externe
sm : segment muqueux
SN : système nerveux

t : trachée
tt : tubule terminal

I. *NEOBISIUM CAPORIACCOI* HEURTAULT, 1966

QUELQUES DONNÉES BIOLOGIQUES

L'ordre des Pseudoscorpions comprend actuellement 2 120 espèces groupées en 360 genres représentant 20 familles. La famille des Neobisiidae est la mieux représentée en Europe avec 5 genres et 60 espèces.



FIG. 1. — *Neobisium caporiaccoi* Heurtault, 1966.

L'espèce *Neobisium caporiaccoi* Heurtault, 1966, lapidicole, épigée, et qui par sa morphologie externe se rapproche des grandes espèces particulières aux Balkans (*N. elegans*, *N. gentile*), à l'Italie (*N. lombardicum*, *N. distinctum*, *N. trentinum*), à la France (*N. praecipuum*, *N. balazuci*, *N. vachoni*), nous a semblé particulièrement indiquée pour les études d'anatomie et de biologie en raison de sa facilité d'élevage en laboratoire et de l'application possible des techniques histologiques courantes ou particulières (injection de bleu de méthylène).

A. — Écologie, éthologie

1. Habitat

Neobisium caporiaccoi peuple en Italie les pinèdes et les sapinières riveraines du torrent « Cordevole » (prenant sa source dans le Gruppo di Sella, Dolomites) qui se jette dans le Piave. Il a été découvert dans des stations de 800 à 1 000 m d'altitude : Alleghe, Masare, San Tomaso, stations se succédant sur une vingtaine de kilomètres. Nous l'avons trouvé sous des blocs de schistes et de dolomies de taille très variable, souvent enfoncés aux trois-quarts dans le sol, en compagnie d'autres Arachnides parmi lesquels il nous faut citer : des Pseudoscorpions (*Roncus alpinus*, *Neobisium carcinoides*, *Chthonius austriacus*), des Araignées, des Opilions, des Scorpions (*Euscorpius carpathicus*) ; en compagnie de Myriapodes Chilopodes : *Bothropolys fasciatus* (Newport), *Lithobius tricuspis* Meinert, *Scolioplanes acuminatus* (Leach), *Cryptops parisi* Brölemann ; de Myriapodes Diplopodes : *Schizophyllum sabulosum* Linné, *Polydesmus edentulus* C. L. Koch, *Heteroporatia mutabile* Latzel ; de Mollusques Gastéropodes ; de larves d'Insectes et de Collemboles : *Orchesella*, *Tomocerus*, *Folsomia* ; de divers Acariens : *Oribates*, *Gamas*, *Thrombicula*. Nous avons recherché *N. caporiaccoi* dans la vallée voisine de Falcade et ne l'avons pas retrouvé.

2. Proies et ennemis

Les espèces susceptibles de lui servir de proies doivent répondre aux conditions suivantes : être mobiles, ne pas posséder de téguments trop coriaces, être de taille inférieure à la sienne. Une même espèce d'Araignées peut donc, par exemple, être ou proie ou ennemi suivant l'âge de *Neobisium caporiaccoi*.

Certains ennemis sont nocturnes, rapides, bien armés. *Euscorpius carpathicus* est un ennemi probable (nous n'avons jamais observé de capture). L'ennemi le plus redoutable semble être l'Insecte Hyménoptère : *Obisiphaga* (*Hemiteles*) *sternoptera* (Ichneumonidae, Cryptinae) qui s'attaque, non au Pseudoscorpion dans sa période d'activité, mais au *Neobisium* « paralysé » dans son nid pendant la période précédant l'exuviation. Des résidus de *Neobisium* et des larves d'*Obisiphaga sternoptera* ont été trouvés dans les nids des trois stades : chez la protonymphe, la deutonymphe et la tritonymphe. La taille de la larve d'*Obisiphaga sternoptera* était proportionnelle à l'âge de la nymphe. La proportion de nymphes victimes de l'Ichneumonide est considérable : un tiers du nombre total d'individus (60 nids examinés). Le premier auteur à avoir signalé ce cas de parasitisme a été Morley (1907) dans le second volume de « Ichneumonologica britannica ». A son tour, P. Wey-

GOLDT (1969) cite une communication personnelle de O. VON HELVERSEN : « La même espèce d'Hyménoptère, Ichneumonidae, parasite les nids de *Neobisium muscorum* en Forêt Noire (Allemagne) ».

B. — RYTHMES D'ACTIVITÉ CHEZ *Neobisium caporiaccoi*

1. Rythme nycthéméral

Neobisium caporiaccoi, comme l'ensemble des Pseudoscorpions, est nocturne, mais en captivité il s'adapte aisément à la chasse diurne.

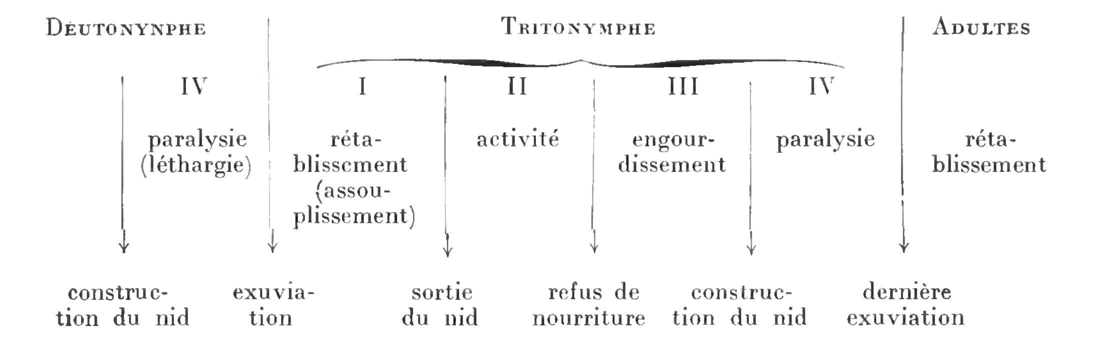
2. Rythme saisonnier

L'activité de *Neobisium caporiaccoi* dépend étroitement de la température. Dès le mois de novembre, avant les premières neiges, les *Neobisium* construisent des nids dans lesquels ils s'enferment après s'être nourris abondamment. Il est impossible de récolter des individus actifs avant le mois de mai et plus précisément après la fonte des neiges. La période d'activité, approximative, plus exactement la période « hors diapause » s'étend donc de mai à octobre. La diapause hivernale n'est pas uniquement déterminée par la température. Elle est obligatoire : en laboratoire, si l'on maintient artificiellement la température à la moyenne estivale, 18 à 20°C, les animaux sortent de leur nid, reprennent une activité momentanée puis celle-ci se ralentit et ils meurent dans les semaines qui suivent.

3. Rythme d'activité en fonction des mues

a — CYCLE D'INTERMUE

Nos observations portent sur deux années au cours desquelles nous avons élevé isolément plusieurs centaines de jeunes à partir de la naissance. Par commodité cependant, pour la lecture des coupes histologiques, nous avons étudié surtout le Pseudoscorpion pendant la période de sa vie allant du stade tritonymphal au stade adulte. Le cycle d'intermue peut être (comme chez les Solifuges) schématiquement divisé en quatre périodes correspondant à quatre états physiologiques distincts.



D'une exuviation à l'autre les stades qui se succèdent sont :

I. la période de rétablissement (assouplissement) qui commence avec une exuviation et se termine à la sortie du nid ;

II. la période d'activité s'étendant dc la sortie du nid au refus de nourriture ;

III. la période d'engourdissement, débutant avec le refus de nourriture et se terminant avec la construction du nid ;

IV. la période de paralysie allant de la retraite dans le nid à l'exuviation.

1. *Période d'activité.* Durée : trois semaines à un mois. L'animal chasse et se nourrit (fig. 2 A). La période d'activité est d'autant plus courte quc la nourriture est plus abondante. Quand l'abdomen atteint un degré de réplétion suffisant, l'animal ne s'alimente plus (fig. 2 B). A ce moment, la glande séricigène, qui s'est considérablement accrue, a un aspect laiteux et est visible par transparencc. C'est le début de la période d'engourdissement.

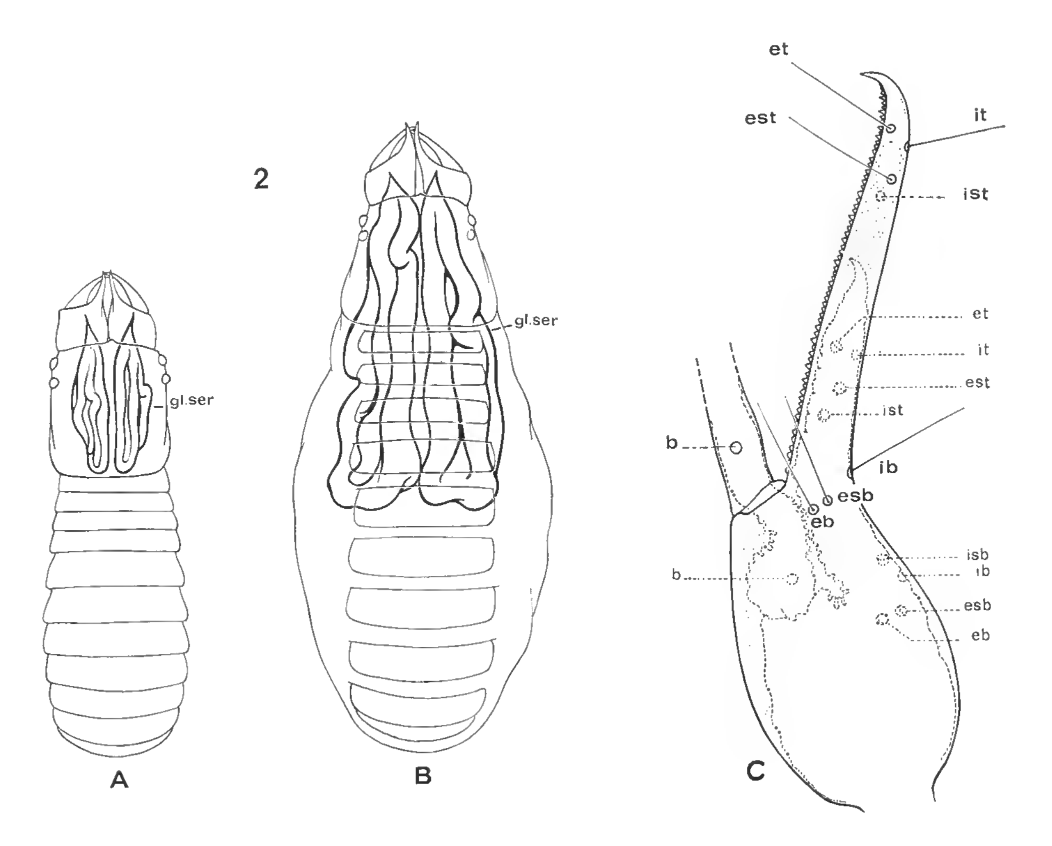


Fig. 2. — A, tritonymphe, période d'aetivité ; B, état de réplétion ; C, pinee gauehe, période de paralysie (8e jour de retraite dans le nid) : b, soie basale ; et, est, esb, eb, soies externes terminale, subterminale, subbasale, basale ; it, ist, isb, ib ; soies internes terminale, subterminale, subbasale, basale.

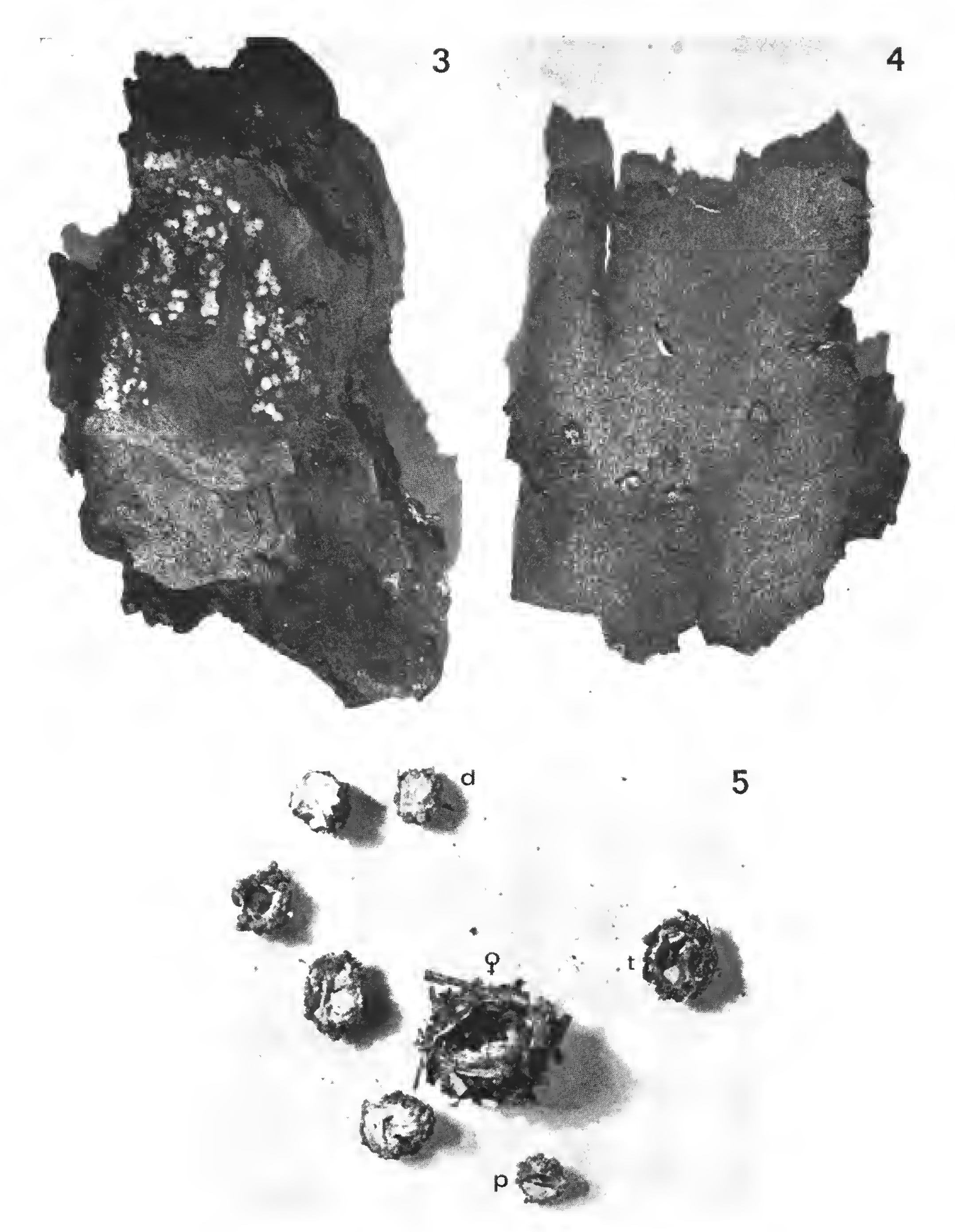


Fig. 3-5. — Nids de Pseudoscorpions. 3, *Apocheiridium ferum* (Cheiridiidae) ; 4, *Withius hispanus* (Withiidae) ; 5, *Neobisium caporiaccoi* (Neobisiidae), protonymphe (p), deutonymphe (d), tritonymphe (t).

2. *Période d'engourdissement.* Durée : deux jours à trois semaines. L'animal ne chasse plus, ne se nourrit plus. Les réactions sont lentes. L'abdomen est distendu. Une douzaine de jours avant l'exuviation, le Pseudoscorpion construit un nid où il s'enferme (fig. 5). Les nids des *Neobisium caporiaccoi* sont des petites logettes hémisphériques constituées de divers fragments (aiguilles de pins, boulettes de terre, petits cailloux), tapissées de soie et collées à un support dur (dessous des pierres). Leur forme est comparable à celle des nids de deux espèces plus petites du même genre, *Neobisium maritimum* et *N. carcinoides*, comparable aussi à celle d'une espèce d'un genre voisin, lapidicole également : *Roncus alpinus.* Les Pseudoscorpions corticicoles, tels que les *Chernes hahni*, les *Withius hispanus* (fig. 4), construisent des nids beaucoup plus aplatis ; les nids des *Apocheiridium ferum* (fig. 3), corticicoles, sont de fines lentilles soyeuses, comme ceux des *Chthonius* (*C.*) *ischnocheles ischnocheles* et des *Chthonius* (*E.*) *tetrachelatus*, lapidicoles, dont la forme, plus variable, épouse souvent celle de l'anfractuosité où ils se logent.

3. *Période de paralysie.* Durée : douze à dix-huit jours. Elle s'installe progressivement jusqu'à l'adoption d'une posture caractéristique. Elle correspond à un remaniement interne considérable que nous étudierons ultérieurement. La nouvelle cuticule se détache de l'ancienne. Les mitoses sont nombreuses. Le nombre des hémocytes et des néphrocytes s'accroît considérablement.

Les dixième et onzième jours de retraite dans le nid, les appendices se rétractent à l'intérieur de la future exuvie. Avant l'exuviation, l'extrémité tarsale se trouve au niveau de l'articulation tibia-tarse. L'exuviation survient du douzième au dix-huitième jour de retraite dans le nid. Elle dure quelques heures.

4. *Période de rétablissement.* Durée : quatre à huit jours. Elle s'étend de l'exuviation à la reprise d'activité. Le Pseudoscorpion est à ce moment très vulnérable : la cuticule est transparente, blanche, frêle, molle. L'animal sort du nid et recommence à se nourrir quand la cuticule est parfaitement durcie et colorée.

Nous aurions désiré décrire avec précision les modifications morphologiques liées aux différentes phases indiquées ; malheureusement, les durées de certaines phases de l'intermue (engourdissement surtout) se sont révélées variables de sorte que les résultats étaient trop approximatifs pour permettre des conclusions sûres ; cependant, des références ont été utilisées lors des fixations, à partir de l'avant-dernière exuviation :

- — la pigmentation progressive du corps pendant la phase de rétablissement (du blanc au marron clair) ;
- — l'âge de la tritonymphe, son comportement vis-à-vis de la nourriture et l'aspect de la glande séricigène (visible par transparence) pendant la phase d'activité ;
- — pour le début et la fin de la phase d'engourdissement, le refus de nourriture et la construction du nid ;
- — l'établissement progressif de la paralysie pendant la phase précédant l'exuviation ; la durée de celle-ci varie peu, d'ailleurs.

5. *Exuviation* (fig. 6, 7, 8). La rupture de l'exuvie et la sortie progressive du corps et des appendices ont été décrites d'abord par H. W. Kew (1929) puis par M. Vachon (1935) sur des espèces appartenant à des familles différentes : *Chelifer cancroides* L., *Chtho-*

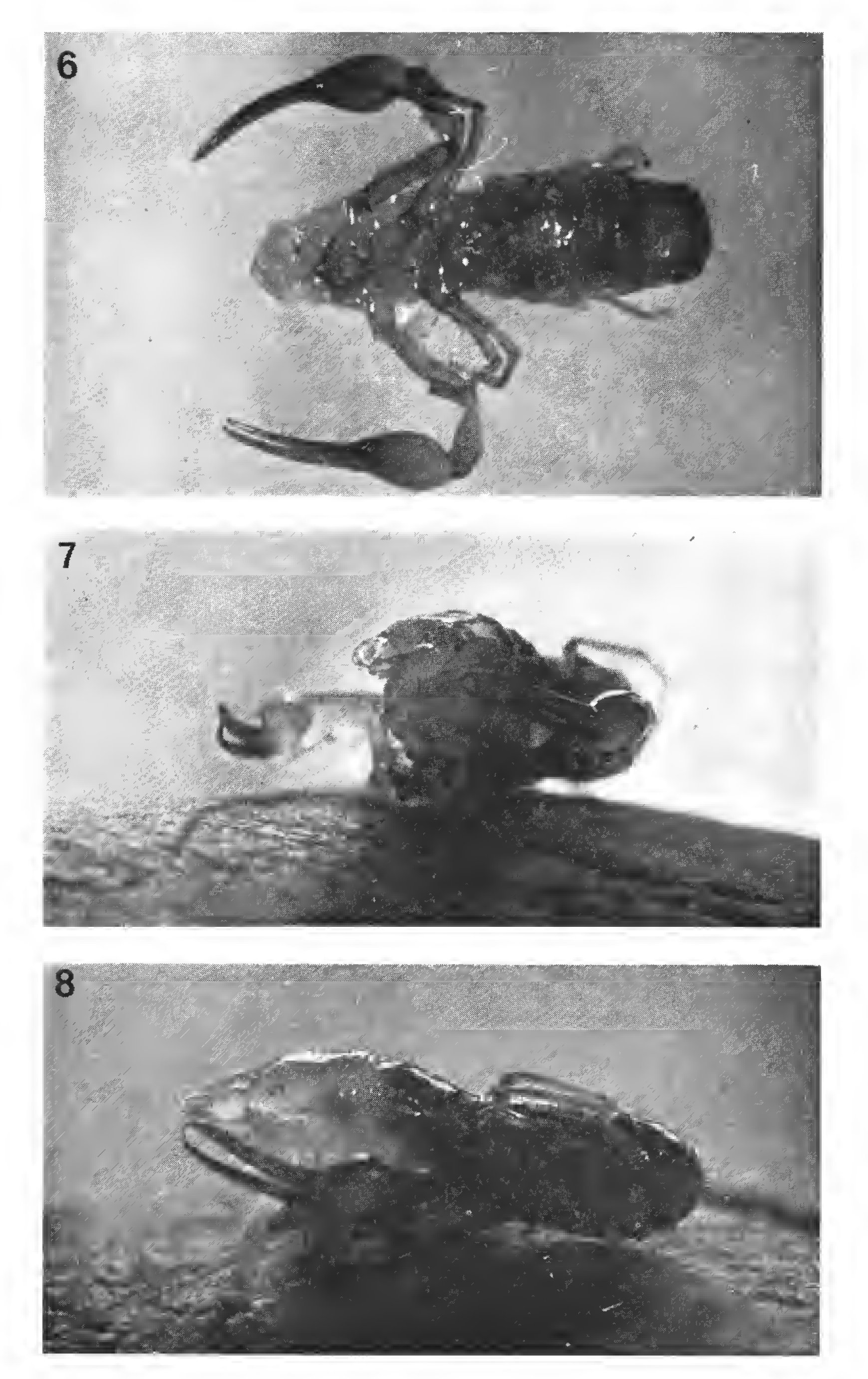


Fig. 6-8. — Exuviation. 6, position « normale » sur le dos ; 7, vue de face, partie antérieure du corps dégagée ; 8, vue de profil, l'adulte, blanc et mou, repousse l'exuvie sombre à l'arrière du corps.

nius ischnocheles H., *Chthonius tetrachelatus* P., *Cheiridium museorum* Leach, *Chernes cimicoides* F. M. Vachon note l'homogénéité du phénomène qui débute toujours par de fortes contractions du corps, visibles antérieurement, et par des pulsations du céphalothorax.

Les flancs du céphalothorax se soulèvent et se rabattent, la partie antérieure du corps se gonfle ; le céphalothorax se soulève et s'affaisse alternativement. La cuticule de l'exuvie se déchire, en avant des chélicères, sous le céphalothorax, dans la région pleurale. Cette rupture est due à une poussée de la main des chélicères sortant de leur étui. La déchirure se poursuit jusqu'au premier tergite, le long des pleures, à la suite de plusieurs mouvements dont la lenteur traduit la difficulté d'exécution ; l'ouverture est petite et le Pseudoscorpion n'en sort que péniblement après des efforts qui durent plusieurs heures ; il s'agit là d'une phase critique qui provoque souvent des déformations irréversibles des appendices. L'augmentation de volume de la partie antérieure du corps s'accompagne d'une diminution de volume de la partie abdominale : on peut interpréter ce fait par le reflux de l'hémolymphe vers l'avant. D'après M. Vachon, et nous le confirmons, l'extrémité postérieure de l'abdomen s'éloigne de l'extrémité postérieure de l'exuvie. A ce moment, la cuticule dorsale exuviale se colle à la cuticule ventrale de l'exuvie, ce qui est la conséquence d'une absence de gaz entre l'animal et l'exuvie ; quand le gonflement a cessé et que le corps se détend pour reprendre sa position première il ne le peut et butte contre l'exuvie : la détente du corps se traduit alors par une poussée en avant qui entraîne l'émergence. L'enroulement et l'aplatissement progressifs de l'exuvie se produisent aussi pour les pattes ambulatoires, mais les pattes-mâchoires très dures restent intactes. M. Vachon note que la sortie du corps peut être facilitée par les poils rigides et bien détachés du corps. Les pattes postérieures 4 se dégagent les premières ; puis les pattes 3, les pattes 2, les pattes 1 et enfin les pattes-mâchoires. A la fin de cette phase qui dure plusieurs heures, le Pseudoscorpion, libéré de son exuvie, repose sur le dos, les pattes séparées les unes des autres.

L'examen de coupes pratiquées sur des animaux en train de muer a montré la présence d'hémocytes accolés à la face interne de l'exuvie, ce qui laisse supposer une exsudation possible de l'hémolymphe. Or, J. Barra (1969) a signalé le même fait chez les Collemboles. Il est donc possible que cette exsudation soit un phénomène général.

b — Modifications de la formule trichobothriotaxique au cours du développement postembryonnaire

Si la morphologie des nymphes est, dans ses lignes générales, semblable à celle des adultes, quelques caractères d'importance taxinomique considérable évoluent pendant le développement postembryonnaire. Il s'agit du nombre et de la distribution des soies et plus particulièrement des trichobothries. M. Vachon s'est appliqué à établir les formules trichobothriales d'espèces représentant les différentes familles (1934, 1935, 1936, 1964). P. D. Gabbutt consacre une grande part de ses travaux à la même question (1965, 1968, 1969, 1971). Les deux auteurs ont déjà obtenu des résultats appréciables. Par exemple :

— Chez les Neobisiidae, les huit espèces de *Neobisium* étudiées ont la même formule que *N. simile*.

	proto.	deuto.	trito.	adulte
d. m.	t	b	st	sb
d. f. e.	et, eb	est	esb	
d. f. i.	ist	it, ib		isb

— Chez les Cheliferidae, les sept espèces étudiées ont la même formule que *Chelifer cancroides*.

	proto.	deuto.	trito.	adulte
d. m.	t	b	st	sb
d. f. e.	et, eb	est	esb	
d. f. i.	isb	it, ib		ist

Cette formule, lue horizontalement, précise le nombre et le nom des trichobothries qui apparaissent à chaque stade pour chacune des trois séries de trichobothries ; lue verticalement, elle précise le nombre et le nom des trichobothries nouvelles apparaissant à chaque stade et aussi le nombre et le nom de toutes les trichobothries possédées à ce stade, en considérant évidemment tous les stades antérieurs. M. Vachon (1964) en publiant ces formules trichobothriales à double entrée précise que leur établissement pour toutes les espèces possibles doit amener, en comprenant l'évolution trichobothriotaxique au cours du développement postembryonnaire, à uniformiser la nomenclature trichobothriale nymphaire, à comprendre les cas de néoténie ou d'arrêt de croissance chez certaines espèces ayant chez l'adulte moins de douze trichobothries. La comparaison des formules conduira à d'utiles conclusions systématiques et phylogénétiques.

Identification des trichobothries. Dans un travail intitulé : « Ueber die Homologie der Tasthaare bei den Pseudoscorpionen », O. von Helversen (1966) insiste sur le fait que le seul moyen d'affirmer l'origine d'une trichobothrie est d'observer lors de l'exuviation la formation de la nouvelle trichobothrie et le décollement des cuticules, qui permet de voir la naissance d'une nouvelle aréole au-dessus de l'ancienne. De nombreux montages de pattes-mâchoires réalisés toutes les vingt-quatre heures, pendant la phase de paralysie, permettent d'affirmer qu'il n'est pratiquement pas possible de repérer le moment exact du décollement. Il faudrait un matériel considérable et des fixations beaucoup plus nombreuses. En effet, la nouvelle aréole ne reste pas sous l'ancienne, la main adulte étant beaucoup plus grande que la main de la tritonymphe et le tégument très mou. Le tégument se plisse et les aréoles sont déportées de façon parfois considérable (fig. 2 e). Cependant, appuyant en cela M. Vachon, il ne nous semble pas que l'identification des trichobothries présente des difficultés insurmontables, si l'on admet — ce qui est prouvé par une observation sérieuse — que chaque trichobothrie possède sur le vivant une direction précise. Les projections des aréoles sur l'axe du doigt auquel elles appartiennent rendent compte des positions relatives des trichobothries les unes par rapport aux autres. Éventuellement, le tracé des parallèles aux trichobothries à partir de ces projections permet le calcul des inclinaisons relatives.

II. SYSTÈME NERVEUX ET GLANDES ENDOCRINES

A. — Embryogenèse

En 1896, J. Barrois décrit le développement du système nerveux central des *Geogarypus* et remarque ce qui fait l'originalité des Arachnides par rapport aux Annélides, aux Crustaeés, aux Insectes : le système nerveux ne se forme pas à partir de deux épaississements ectodermiques longitudinaux continus mais à partir d'autant d'ébauches que de ganglions. « Les bandes thoraciques eonstituent au début deux simples traînées de cellules... la traînée de cellules qui forme la bande ventrale paraît se séparer en trois groupes, trois nœuds placés à la suite les uns des autres... les trois nœuds ne sont autre chose qu'autant d'invaginations rudimentaires destinées à donner naissance à autant de paires de ganglions... On voit que la ehaîne nerveuse ne se forme pas ici comme ordinairement par une gouttière eontinue, mais par une série d'invaginations partielles. » L'auteur observe la présenee, de ehaque côté de l'embryon, d'une vésicule qui se divise plus tard pour donner le ganglion ehélicérien et le protoeérébron ; il signale les apparitions sueeessives du ganglion des pattes-mâehoires, des ganglions des pattes ambulatoires puis des dix ganglions opisthosomiens. Par la suite toutes les ébauehes fusionnent pour donner le système nerveux très concentré des Pseudoscorpions.

P. Weygoldt (1964) reconnaît que si les descriptions de J. Barrois ne sont pas très détaillées, elles sont cependant exactes et conformes dans les grandes lignes à ce que lui-même a observé chez de nombreuses espèces appartenant à des familles différentes.

1. **Formation de la première ébauche du système nerveux central**

La première ébauehe du ganglion sus-œsophagien apparaît avant la deuxième phase de succion. Sous les ébauches chélicériennes, des cellules se multiplient ; un repli s'invagine de ehaque eôté, formant les ébauches des vésicules eérébrales primaires (fig. 9). Par la suite, des rétrécissements superfieiels divisent ees ébauehes en deux parties qui se superposent et dont les lumières correspondent encore. La partie inférieure devient la paire de ganglions du segment chélicérien ; la partie supérieure se divise en deux, donnant naissance à la partie du cerveau antérieure au neuromère ehélieérien.

Au niveau des appendiees, des ébauches ganglionnaires se forment à la suite de multiplications eellulaires (fig. 11). Elles progressent d'avant en arrière mais n'atteignent jamais le quatrième segment des pattes ambulatoires. Ces ébauehes ganglionnaires s'invaginent et donnent naissance à un tube creux dont les cellules dorsales sont hautes et les ventrales plates. Ce tube, dont les cavités segmentaires communiquent entre elles, montre des épaississements métamériques nets.

Remarque. — P. Weygoldt n'a, par contre, pas observé de eommunication entre les ganglions chélicériens et les ganglions des pattes-mâchoires (fig. 9).

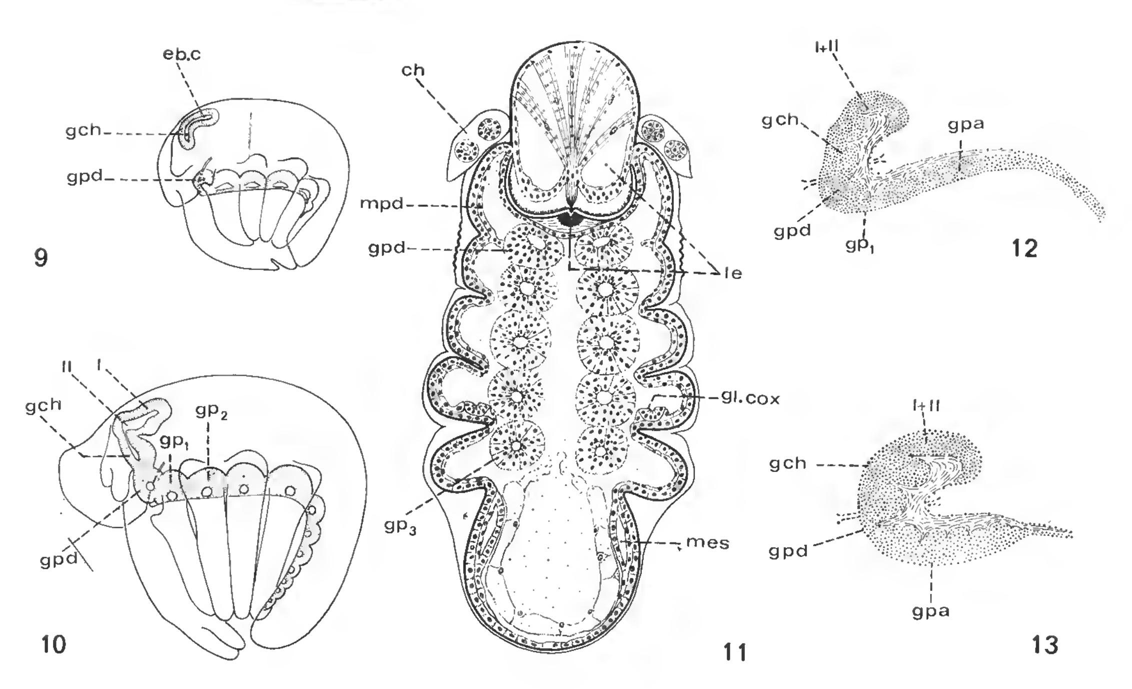


Fig. 9-13. — Embryogenèse du système nerveux (d'après P. Weygoldt, 1964). 9, formation de la 1re ébauche du système nerveux central ; 10, apparition des neuromères opisthosomiens, accolement des ébauches chélicériennes et de la paroi stomodéale ; 11, vue frontale d'un embryon au 2e stade ; 12-13, début de torsion du système nerveux et formation du neuropile, apparition des connections et des commissures.

Des invaginations tégumentaires isolées donnent naissance aux onze ébauches ganglionnaires de l'opisthosoma dont les cavités ne communiquent pas entre elles. Il n'y a pas de ganglion dans le douzième segment.

2. **Suite du développement du ganglion sus-œsophagien**

L'ébauche cérébrale primaire donne naissance à la région cérébrale nommée protocérébron par B. Hanström et au neuromère chélicérien de structure paire.

Les zones I et II forment, avec les ébauches des ganglions chélicériens, une structure tubulaire dont les cellules se multiplient suivant une orientation radiée vers l'intérieur du corps. La paroi du tube est pluristratifiée ; les cavités deviennent de plus en plus étroites et disparaissent finalement d'abord au niveau des étranglements, de telle sorte qu'on peut voir des cavités bien différenciées à l'intérieur des ganglions chélicériens et des zones cérébrales I et II. Les vésicules I, d'abord petites, grossissent rapidement et se replient latéralement (fig. 10) : elles se tordent autour de leur axe longitudinal de telle façon que leurs cavités d'abord antérieures se trouvent déplacées vers le plan sagittal. En même temps, toute la zone I et II présente un mouvement de flexion important vers l'arrière.

La torsion affecte différemment la zone II et les ébauches des ganglions chélicériens sont touchées dans une moindre mesure. Les premières fibres neuropilaires apparaissent alors que les cavités cérébrales disparaissent (fig. 12).

A ce stade se produit un phénomène particulièrement important : les ébauches des ganglions chélicériens entrent en contact étroit avec l'invagination stomodéale. Là où la paroi stomodéale touche latéralement ces ébauches, il s'établit une liaison très étroite entre les deux ; cette liaison est si intime qu'il n'existe entre les cellules de la paroi stomodéale et celles des ganglions aucune membrane basale ou autre formation frontière. Aussi de nombreuses figures de cette région semblent-elles impliquer que des cellules s'échappent de la paroi stomodéale et migrent dans les ébauches des ganglions chélicériens. Ces cellules forment peut-être plus tard le pont stomodéal. La liaison entre la paroi stomodéale et les ébauches chélicériennes disparaît ensuite et les deux ébauches organiques apparaissent de nouveau bien différenciées. On sait que, chez les Arthropodes, des parties du système sympathique dérivent d'éléments ectodermiques détachés de la région stomodéale (cf. R. Legendre, 1959) ; il est donc possible que le contact décrit soit à l'origine, en totalité ou en partie, des ganglions sympathiques et même d'organes endocrines tels que les glandes rétrocérébrales.

Sur l'ébauche cérébrale, le premier neuropile n'apparaît pas à l'arrière comme sur les ébauches chélicériennes, mais latéralement, apparemment par suite de la torsion décrite. Le neuropile forme de chaque côté un connectif qui, partant de la zone I du cerveau, traverse la région II et les ganglions chélicériens, passe près du stomodeum, aboutit aux ganglions des chélicères et, en arrière, devient plus mince. Les premières commissures apparaissent peu après :

— la commissure sus-œsophagienne, à la limite de la partie II du cerveau et du neuromère chélicérien ;

— la commissure sous-œsophagienne, dans la région du neuromère des pédipalpes.

Le pont stomodéal, ou deuxième commissure sus-œsophagienne, apparaît ultérieurement. P. Weygoldt n'établit pas avec certitude l'origine de ses fibres ; il indique qu'elles peuvent servir de liaison entre les deux ganglions chélicériens.

En 1958, W. N. Beklemischev décrit une autre commissure chélicérienne sus-œsophagienne mais on peut se demander s'il ne s'agit pas d'un simple dédoublement du pont stomodéal ; des coupes transversales en série de cette région le laissent supposer (fig. 36, 37).

Finalement, les zones I et II du cerveau et les ganglions chélicériens s'unissent de plus en plus étroitement pour donner le cerveau ; celui-ci est divisé en deux moitiés symétriques séparées par une fine lamelle de tissu conjonctif ne s'interrompant qu'au niveau du pont stomodéal ; le neuropile est entouré d'un cortex cellulaire, sauf à l'arrière du cerveau. Ce n'est qu'à la fin du développement embryonnaire que le corps central, formé de deux lentilles de neuropile situées l'une derrière l'autre, et les ébauches des corps pédonculés apparaissent. Le corps central est apparemment issu de la partie initialement antérieure de l'ébauche cérébrale (zone I).

En ce qui concerne les ébauches des pédoncules et les glomeruli situés près de l'œsophage, P. Weygoldt ne peut leur attribuer une origine précise dans l'ancienne ébauche cérébrale.

3. Ganglion sous-œsophagien

Les ganglions opisthosomiens, qui dès le début sont séparés les uns des autres, se détachent très vite de l'ectoderme, encore que les cavités restent présentes ; mais, entre celles-ci, se constituent des connectifs et des commissures segmentaires. Les neuromères fusionnent en un cordon indivis qui, peu à peu, devient une annexe de la masse ganglionnaire prosomienne. Les fibres neuropilaires croissent dans une proportion telle que les limites entre les commissures, marquées auparavant par les cellules ganglionnaires, disparaissent. Chez la protonymphe, le processus de concentration est terminé ; tous les neuromères ventraux sont réunis dans la grosse masse sous-œsophagienne (fig. 13).

B. — Anatomie

1. Aspect général

Tout comme chez les Solifuges, le système nerveux est entièrement inclus dans l'appareil circulatoire. Le cœur musculeux, prolongé vers l'avant par l'aorte, aborde la masse nerveuse au niveau de la face postérieure protocérébrale du cerveau, juste au-dessus de l'orifice du tunnel œsophagien. Sa paroi recouvre alors tout le neurilemme de façon à envelopper entièrement le système nerveux. La capsule périneurale se prolonge même au niveau des nerfs qu'elle engaine.

Entre le neurilemme et la capsule aortique existe un espace sanguin périneural. C. Junqua (1966) note que cette relation entre les deux systèmes, qui existe aussi chez les Xyphosures, s'oppose à celle observée chez les Arachnides à appareil circulatoire bien développé (Scorpions, Uropyges, Amblypyges, Aranéides à respiration pulmonaire), chez lesquels l'irrigation du système nerveux est assurée par des artérioles métamériques qui le traversent entièrement.

De la masse nerveuse sus-œsophagienne partent antérieurement (fig. 14, 15, 17) :
— le nerf rostral impair (NR) qui traverse le corps parapharyngien ; une partie de ses fibres se réfléchit à l'arrière, suit le pharynx puis pénètre à l'intérieur du cerveau, près de l'œsophage ; l'autre partie innerve le rostre ;
— les nerfs chélicériens, pairs (Nc) ;
— les nerfs optiques, pairs (No).

De la masse nerveuse sous-œsophagienne partent :
— les nerfs doubles, pairs, des pattes-mâchoires (N_1pm, N_2pm) ;
— les quatre paires de nerfs innervant les pattes ambulatoires (Np_1, Np_2, Np_3, Np_4) ;
— les nerfs abdominaux, à racines paires (Nab) ;
— les petits nerfs de la chaîne sympathique latérale paire (fig. 15).

2. Nerfs optiques et leurs centres

Deux nerfs optiques sortent de la face médiane du cerveau, au-dessus des nerfs chélicériens (fig. 14, 22, 24) ; ils longent la surface dorsale du tritocérébron, atteignent les

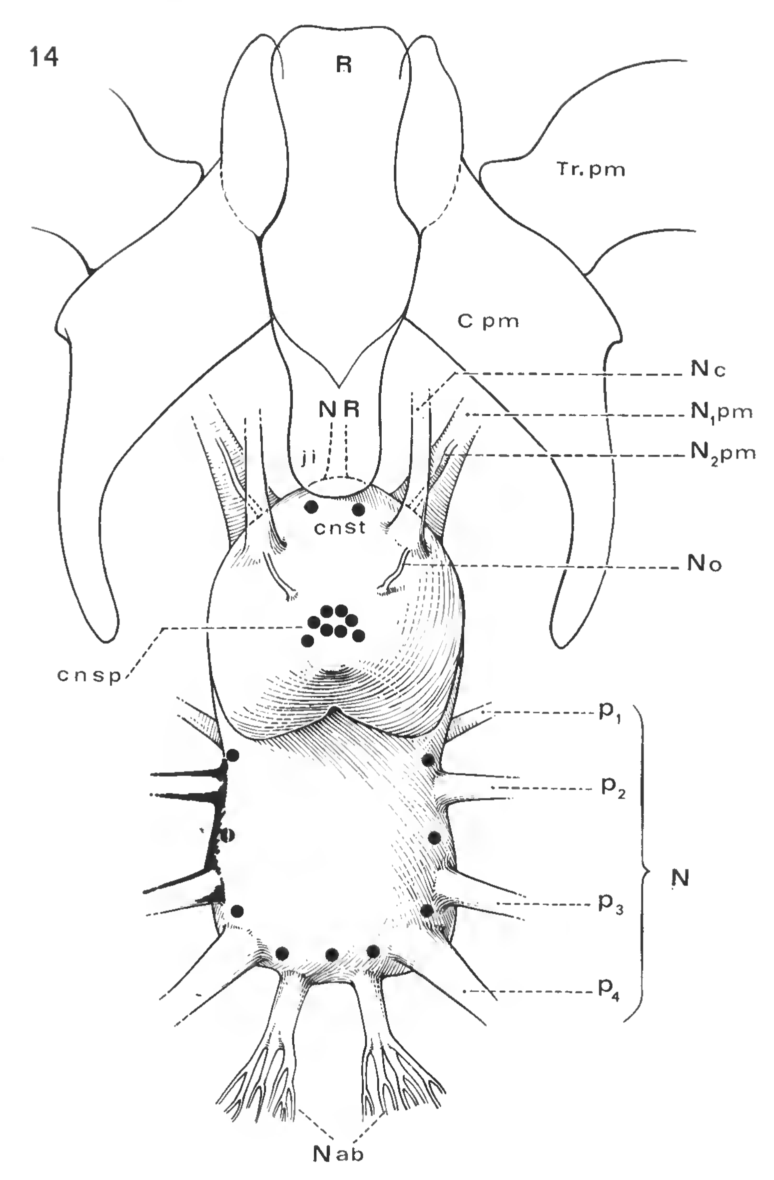


FIG. 14. — Système nerveux central : vue dorsale.

bords latéraux du rostre, se subdivisent à ce niveau, l'une des branches innervant les muscles dorsaux céphalothoraciques, l'autre donnant le nerf optique proprement dit qui affleure sous le bouclier et ne se divise en deux branches que latéralement, très près des deux yeux latéraux.

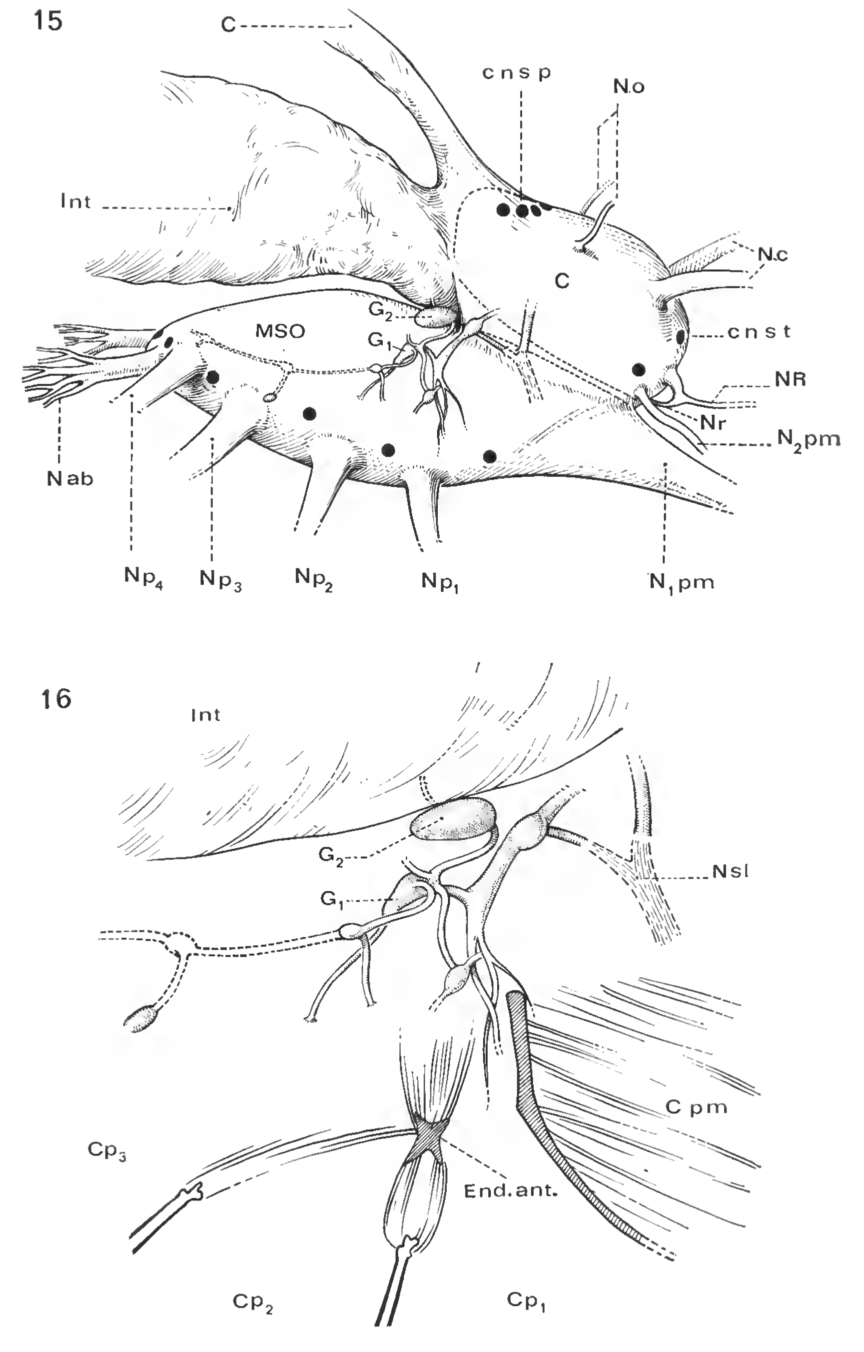


Fig. 15-16. — Vues de profil. 15, système nerveux central et système sympathique 16, système sympathique latéral.

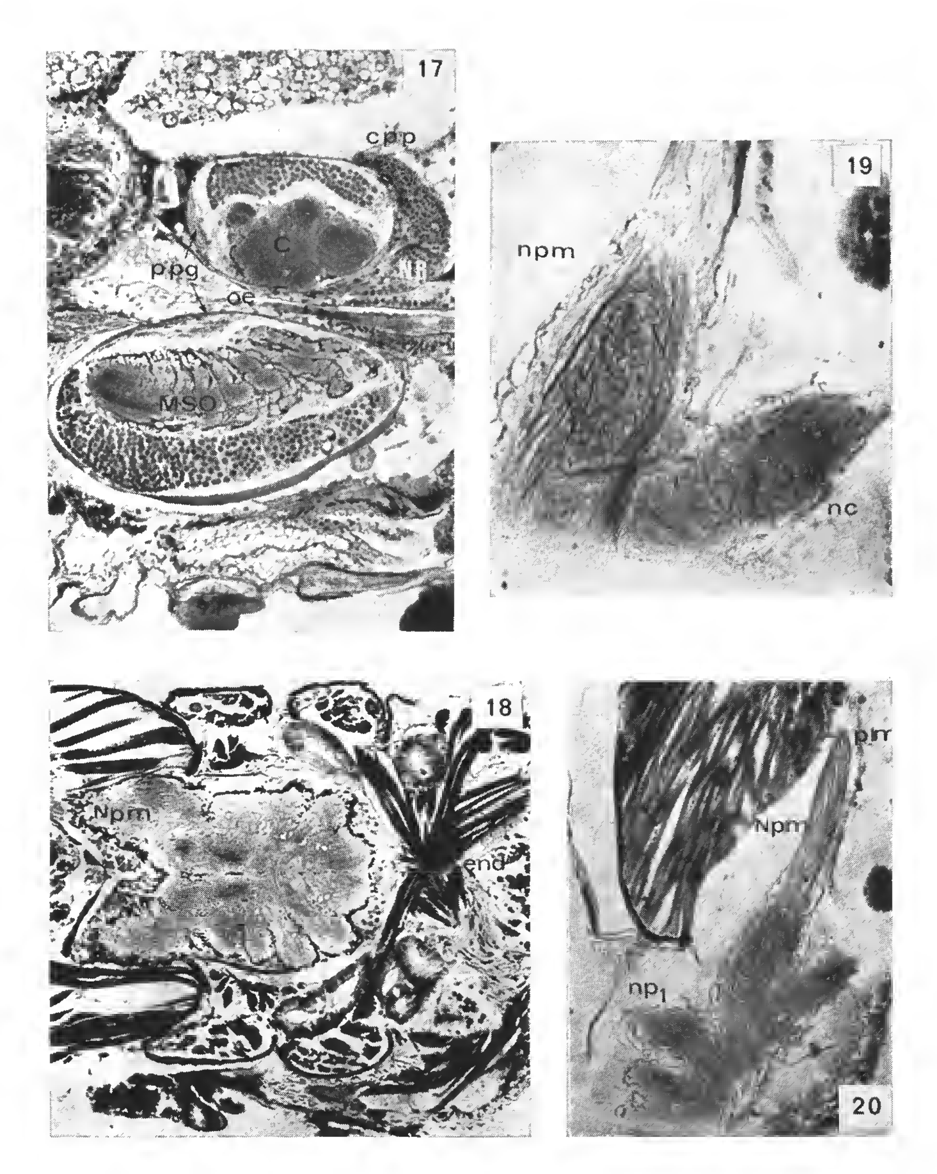


Fig. 17-20. — Système nerveux central. Bouin alcoolique, imprégnation argentique (technique de Holmes modifiée). 17, coupe sagittale ; 18, coupe horizontale au niveau de la masse nerveuse sous-œsophagienne ; 19-20, coupes parasagittales.

3. **Nerfs chélicériens et leurs centres**

Très nettement sus-œsophagiens, ils quittent le cerveau en avant de ce dernier (fig. 14, 15, 21), longent la face ventrale de la glande séricigène et se divisent en deux rameaux au niveau de l'articulation chélicérienne, le plus petit desservant les muscles chélicériens de la main, le plus important pénétrant à l'intérieur de la chélicère, où il assure l'innervation des lyrifissures du flagelle et des importants organes sensoriels serruléens.

4. **Centres rostraux**

Situés aux confins du cerveau et de la masse sous-œsophagienne, ces centres ont une très grande importance. R. Legendre (1959) les a particulièrement bien étudiés chez les Aranéides. Nous avons vu d'autre part que P. Weygoldt attribuait aux cellules du pont stomodéal une origine stomodéale possible. La masse neuropilaire rostrale est impaire, courbée en U renversé (fig. 36, 37) au-dessus de l'œsophage (jabot). Le pont stomodéal (pst) est situé nettement au-dessus de l'œsophage, dans la partie antérieure de la masse nerveuse située au-dessous du corps parapharyngien.

Les fibres de ce pont stomodéal, donnant naissance au nerf rostral impair, se courbent à 90° au niveau du corps parapharyngien. Chez *Neobisium caporiaccoi*, le nerf rostral impair traverse le corps parapharyngien duquel il émerge en se renflant en deux ganglions successifs (fig. 25, 26). Du premier ganglion partent quelques nerfs desservant les muscles rostraux et le nerf récurrent (Nr) qui se recourbe vers l'arrière, suit le pharynx puis l'œsophage à l'intérieur de la masse nerveuse où, mêlé aux trachées, il n'est pas reconnaissable (fig. 15). Ce nerf récurrent est de nouveau bien visible au niveau du sinus rétrocérébral, quand il sort de la masse nerveuse pour innerver l'intestin (fig. 28, 29).

Le deuxième ganglion rostral antérieur donne aussi naissance à quelques fibres innervant les muscles rostraux ; la branche principale suit l'axe du rostre.

Le nerf rostral est donc un nerf impair dont les fibres d'origine sont issues du pont stomodéal. Chez *Neobisium caporiaccoi*, il se renfle en deux ganglions antérieurs d'où partent des fibres innervant les différents muscles du rostre. Il semble bien que ses subdivisions soient différentes chez *Hysterochelifer meridianus* (L. Boissin, M. Cazal, 1969) ; chez cette espèce, le nerf rostral émet un rameau pour chaque lobe ventral du corps parapharyngien et aucun ganglion n'a été décrit. Chez les Aranéides, R. Legendre voit dans la distribution paire des fibres du nerf rostral un indice de la parité d'origine de ce nerf. Si l'on admet cette hypothèse, la parité d'origine du nerf rostral serait évidente pour *Hysterochelifer meridianus* (Cheliferidae) et non pour *Neobisium caporiaccoi* (Neobisiidae).

5. **Ganglions latéro- et sous-œsophagiens**

Les ganglions de deux neuromères successifs sont reliés entre eux par des connectifs (fig. 21, 27, 29) et les deux ganglions d'un même neuromère par des commissures (fig. 36, 37).

a — Ganglion des pédipalpes

Plus latéro-œsophagien que sous-œsophagien, il fait suite au ganglion chélicérien remonté en position préorale (fig. 15, 19).

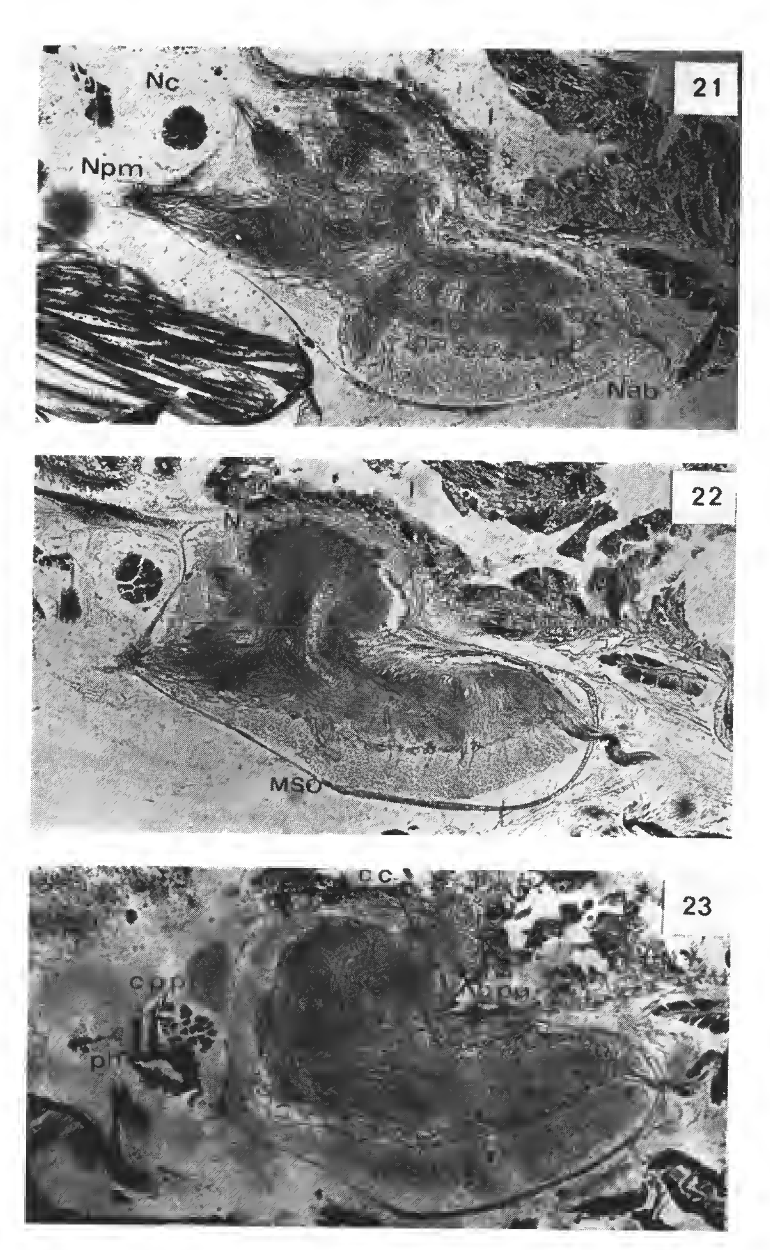


Fig. 21-23. — Système nerveux central, coupes parasagittales successives, imprégnation argentique (technique de Holmes modifiée).

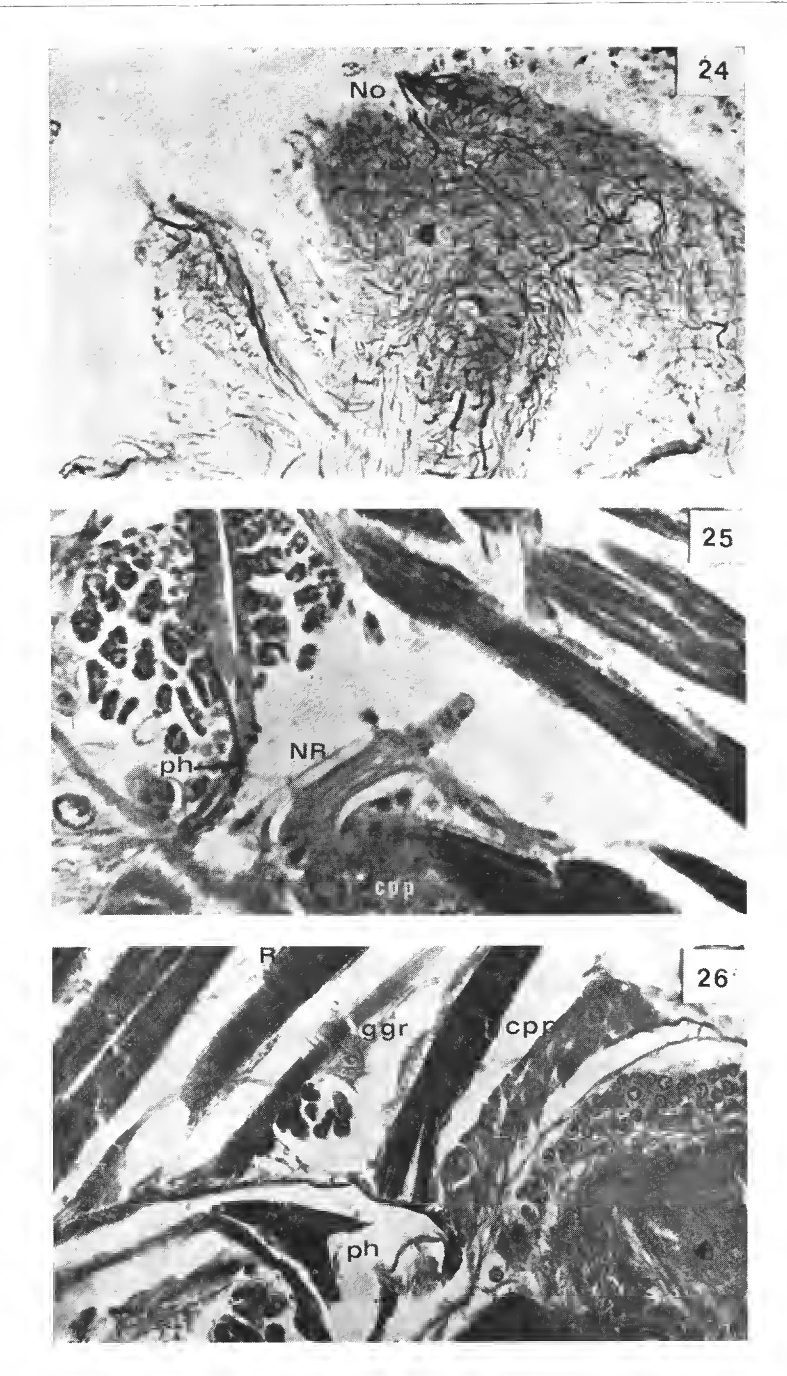


Fig. 24-26. — Système nerveux central, coupes parasagittales. 24, région optique, imprégnation argentique (technique de Holmes modifiée) ; 25-26, nerf rostral émergeant du corps parapharyngien, Bouin aqueux, azan.

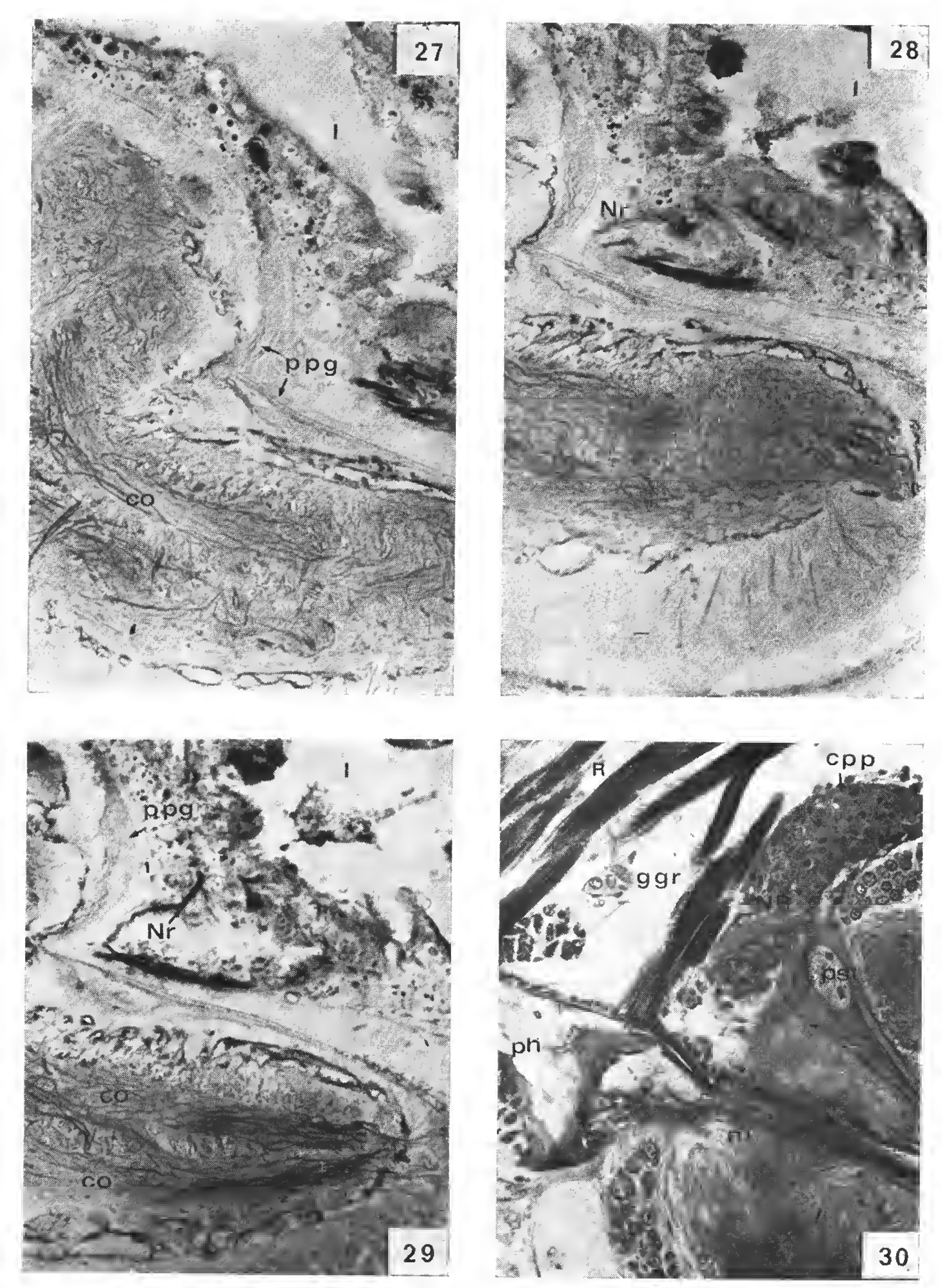


Fig. 27-30. — Système nerveux central, coupes parasagittales successives. 27-29, imprégnation argentique (technique de Holmes modifiée) ; 30, Bouin aqueux, bleu alcian-trichrome en un temps.

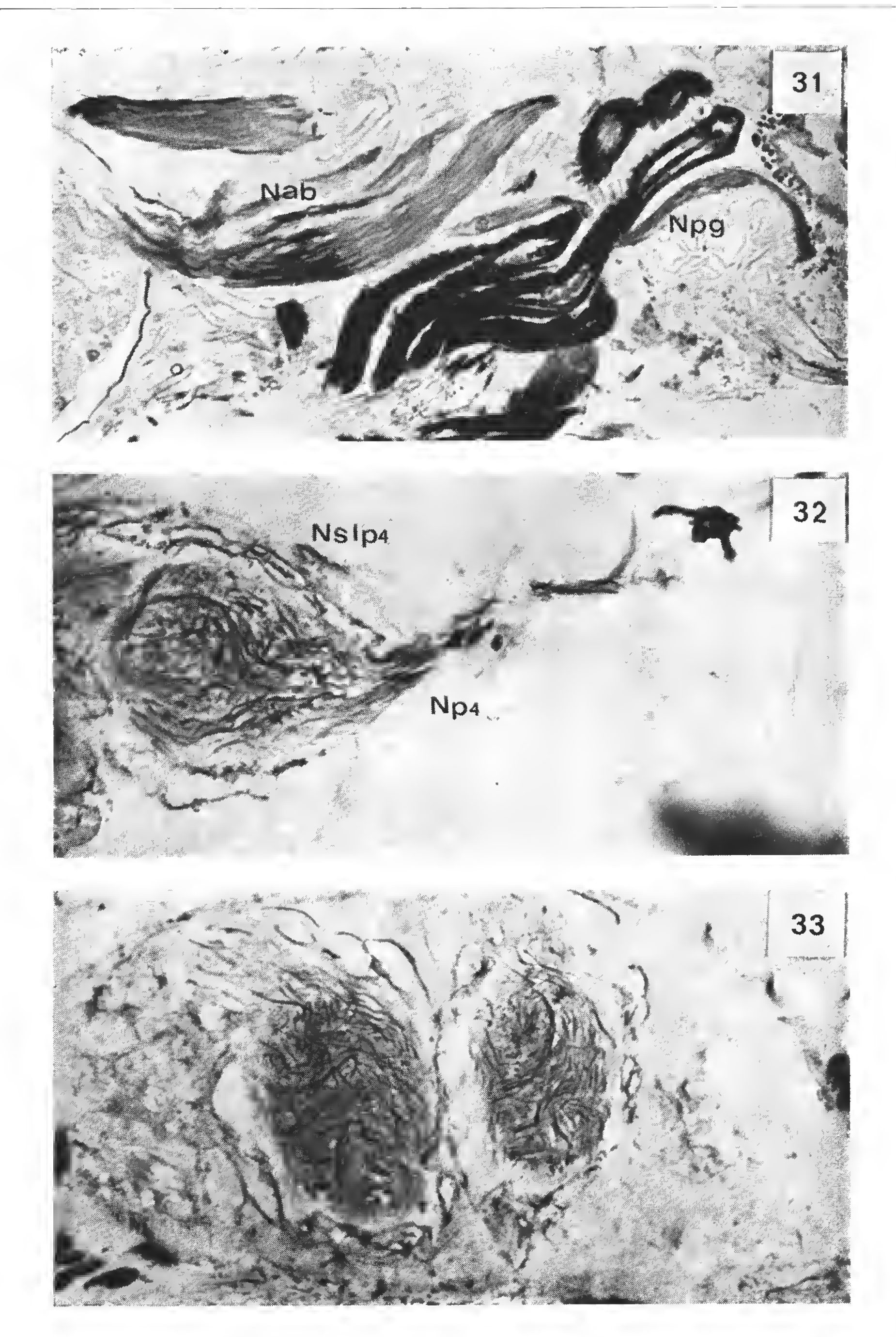


Fig. 31-33. — Système nerveux central, coupes parasagittales, imprégnation argentique (technique de Holmes modifiée). 31, émergence des nerfs abdominaux ; 32, neuromère de la p4 : émergence du petit nerf sympathique latéral dorsal ($Nslp_4$) ; 33, neuromères des p2 et p3.

Latéralement, il n'est pas possible de distinguer entre elles les cellules d'origine des fibres ganglionnaires des pattes-mâchoires et des fibres ganglionnaires chélicériennes (fig. 93, 140, 141).

Très volumineux, le ganglion des pattes-mâchoires donne naissance à deux nerfs : le plus gros dessert les muscles des différents articles de la patte-mâchoire, les organes proprioccepteurs, la glande à venin, les trichobothries ; le plus petit, plus dorsal, qui n'avait jamais été signalé, innerve la glande salivaire (fig. 14, 140, 141).

b — Ganglions et nerfs des quatre paires de pattes ambulatoires

Les quatre paires de ganglions sont reliés entre eux et aux ganglions antérieurs par des connectifs (fig. 21, 27, 29) ; les ganglions d'une même paire sont unis par des commissures (fig. 36, 37).

Les nerfs issus des ganglions des pattes ambulatoires sont de nature composite ; ils comprennent à la fois des fibres sensitives et des fibres motrices ; chaque nerf appendiculaire se divise au niveau de chaque article ; en particulier, deux petits nerfs desservent les organes propriocepteurs articulaires latéraux et ventraux ; d'autres se répartissent au niveau des fibres musculaires (fig. 38, 42).

Chaque ganglion donne en outre naissance à un petit nerf qui se renfle en sortant de la masse nerveuse pour former un ganglion (fig. 32 : $Nslp_4$). Ces petits nerfs, qui doublent ainsi dorsalement les nerfs segmentaires, appartiennent à une chaîne sympathique latérale paire qui n'avait jamais été décrite (fig. 15, 16).

c — Ganglions abdominaux

Condensés en deux masses soudées à l'arrière de la masse nerveuse sous-œsophagienne, ils donnent naissance à deux troncs — parité révélant la symétrie d'origine — qui se divisent très vite en plusieurs nerfs « abdominaux » ; l'ensemble forme une « queue de cheval » (fig. 14, 31).

d — Organes propriorécepteurs

P. Gossel (1935) reconnaît des neurones méchanorécepteurs dans les articulations de divers Chélicérates et les considère comme des propriorécepteurs. J. W.S. Pringle (1955) accorde la même signification aux organes sensoriels lyriformes des Scorpions et de l'Amblypyge, *Phrynicus*. Il admet qu'il y a tension articulaire lors des mouvements. S. B. Barber (1958, 1960), J. W. S. Pringle (1956) montrent que des cellules sensorielles multipolaires jouent un rôle dans la flexion des pattes chez *Limulus* en tant que récepteurs proprioceptifs du mouvement et de la posture. P. K. Rao (1964), Murthy et Rao (1966), M. S. Laverack (1966) accordent une signification proprioceptive à des cellules sensorielles identiques chez les Scorpions. S. B. Barber et W. F. Hayes (1964) ont trouvé, dans le trochanter de *Limulus*, un propriorécepteur de type différent : un groupe de neurones multipolaires innerve un tendon à cet article de la patte et transmet donc le mouvement à cet article. Dans un travail récent, W. Rathmayer (1967) décrit des organes propriocepteurs chez une Araignée Aviculariide : *Eurypelma hentzi*. A cette occasion, l'auteur fait une brève revue des recherches faites sur ce sujet chez les Chélicérates. Il existe, chez les Araignées, les Scorpions, les Amblypyges, des groupes de cellules sensorielles sous-cuticulaires situés au niveau des

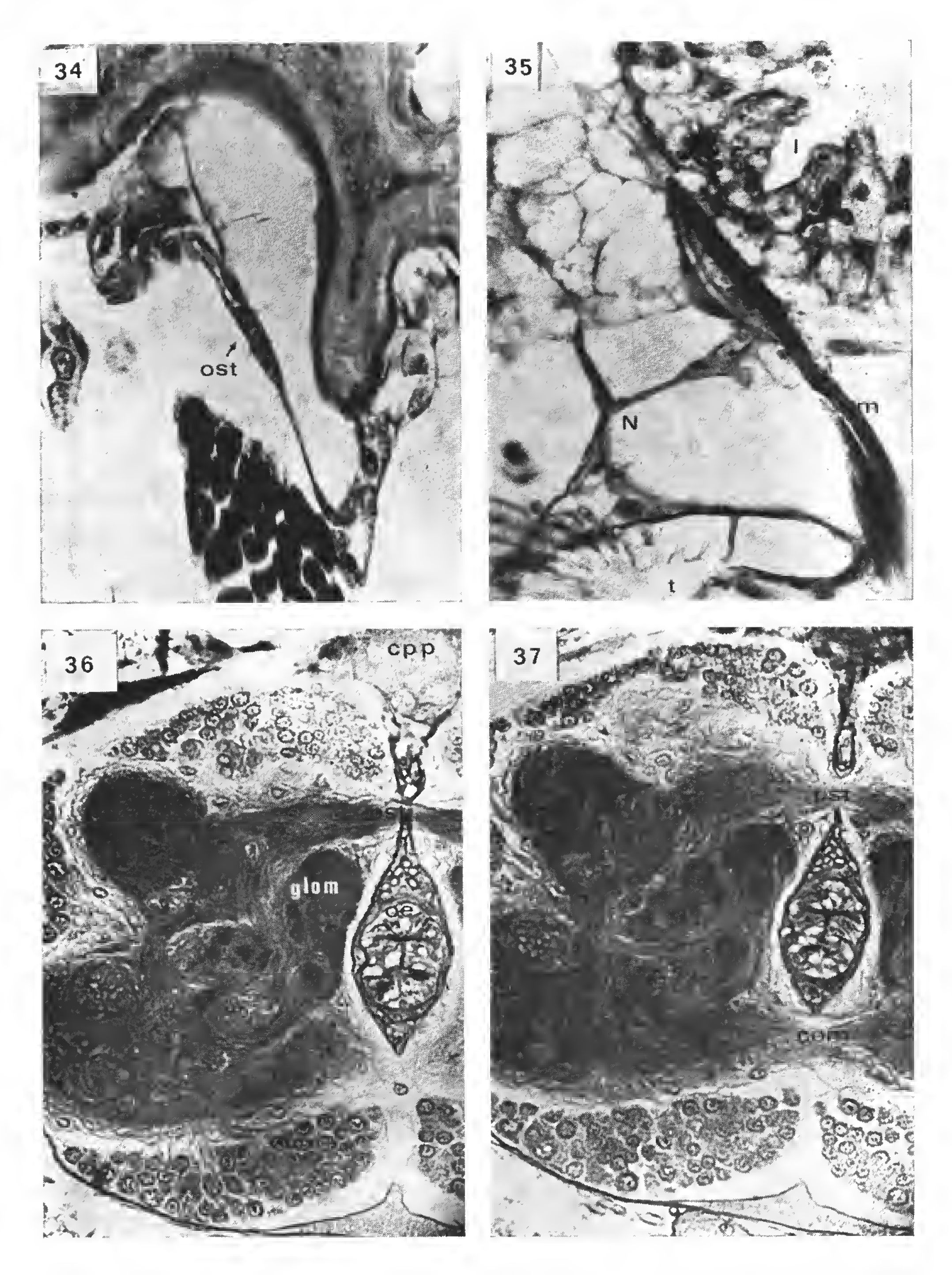


Fig. 34-37. — 34, « Organe sensoriel tendineux », Bouin aqueux, bleu alcian-trichrome en un temps; 35, innervation des trachées et de l'intestin par le système périphérique, Bouin aqueux, azan ; 36-37, système nerveux central, coupes transversales, Bouin aqueux, azan.

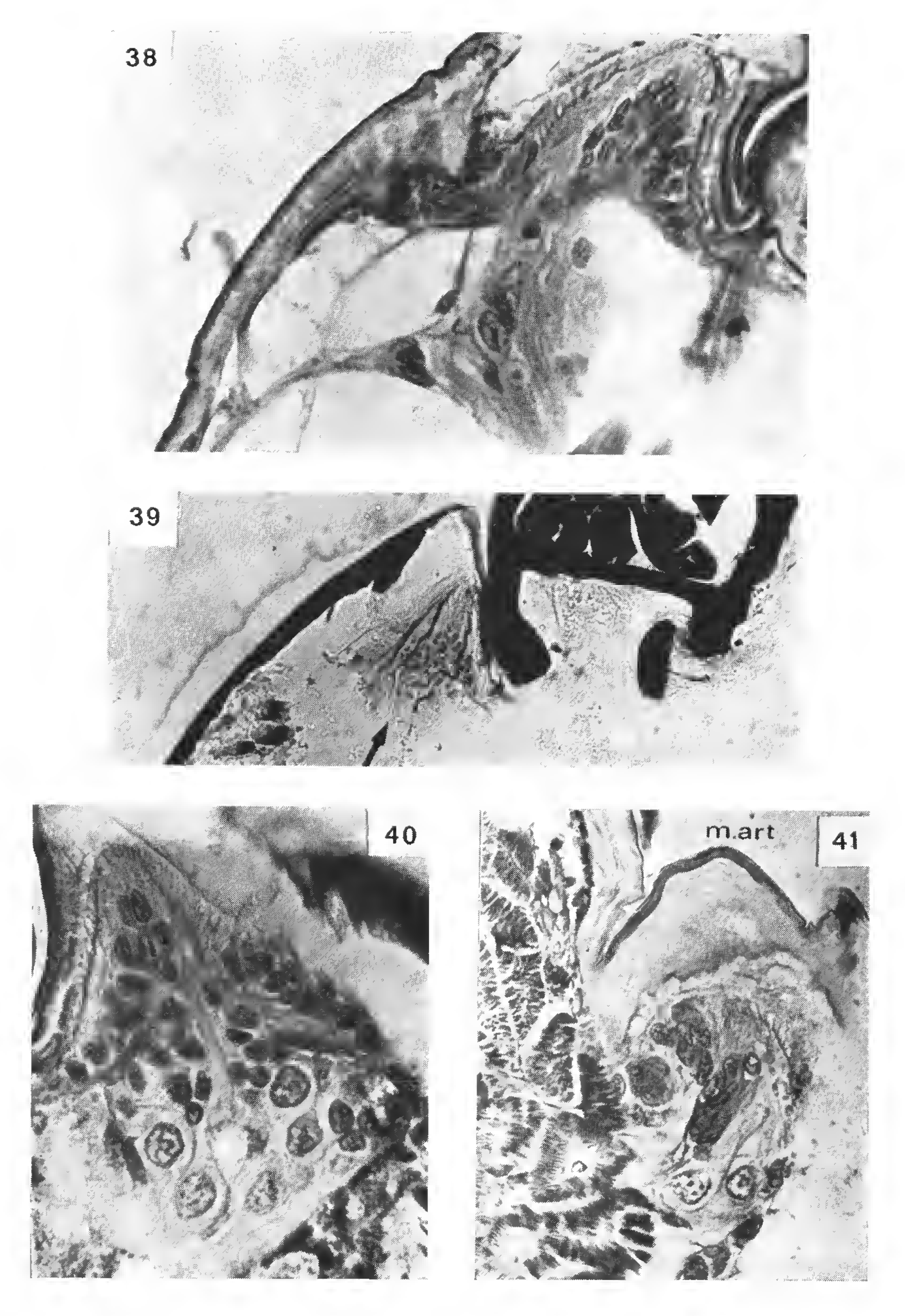


Fig. 38-41. — Organes propriorécepteurs. 38 et 40, ganglions ventraux de la patte-mâchoire, Bouin aqueux bleu alcian-trichrome en un temps ; 39, ganglion ventral de la patte-mâchoire, imprégnation argentique (technique de Holmes modifiée) ; 41, ganglion latéral.

articulations et dont les relations avec la chitine articulaire d'une part, les muscles appendiculaires d'autre part, donnent à penser qu'ils ont un rôle dans les réflexes de posture et de mouvement. W. RATHMAYER prolonge son étude anatomique par une étude physiologique et conclut effectivement à l'existence de plusieurs types de neurones correspondant aux deux types de mouvements réflexes.

Nous avons retrouvé, sur des coupes histologiques de Pseudoscorpions de différentes espèces (*Neobisium* sp., *Chthonius* sp., *Chelifer* sp.), des groupes de cellules sensorielles comparables à celles décrites chez les autres Chélicérates. Ces groupes sont situés au niveau de l'articulation coxa-trochanter dans les pédipalpes et les quatre paires de pattes ambulatoires (fig. 39, 42) ; ils constituent un organe sensoriel latéral et un organe sensoriel ventral, desservis par deux petits nerfs détachés du nerf principal de l'appendice. Celui-ci a été décrit dans le pédipalpe par C. F. ROEWER en 1940, qui indique sa division en deux puis quatre branches ; il nomme « petit nerf » la première ramification. Le nerf principal est mixte, il se divise plusieurs fois en donnant des fibres qui vont innerver les différents faisceaux musculaires de l'appendice.

Nous décrirons plus spécialement les organes sensoriels des pattes-mâchoires qui sont les plus développés. Chacun comprend un petit ganglion situé sous le tégument (fig. 38, 39, 43). Un nerf en part, qui rejoint le nerf principal de l'appendice. Le ganglion de l'organe latéral (fig. 41, 44) est composé de six à huit corps cellulaires à noyaux sphériques, mais il est impossible de distinguer histologiquement plusieurs catégories morphologiques. Les dendrites vont directement à la chitine articulaire par des espaces ménagés entre les cellules hypodermiques qui sont différenciées à ce niveau. Elles forment un coussinet de nombreuses cellules serrées, parfois superposées, à petits noyaux basaux. Le pôle apical des cellules présente un aspect curieux dû à une bande de fines granulations. Le ganglion est entouré par un prolongement du neurilemme.

L'organe sensoriel ventral (fig. 38, 40, 43), plus important, est composé de 17 à 18 corps cellulaires dans les pattes-mâchoires, de 7 à 10 corps cellulaires dans les pattes ambulatoires. Il a une forme conique ; les cellules hypodermiques différenciées ont un pôle apical finement strié. Le nerf ventral émet, au niveau du ganglion, quelques fibres qui innervent l'hypoderme et les soies de la hanche (fig. 38).

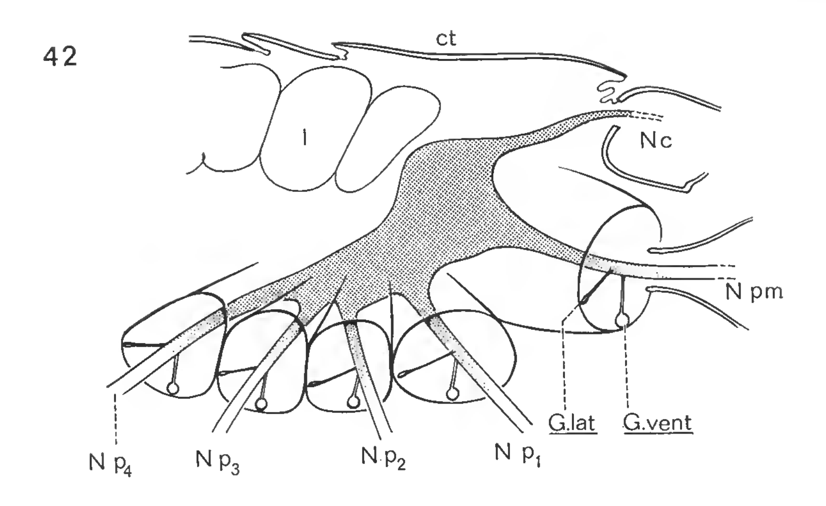
En conclusion, les Pseudoscorpions possèdent deux organes propriocepteurs : l'un latéral, l'autre ventral, au niveau de l'articulation coxa-trochanter de chaque paire de pattes. Des organes propriocepteurs ont également été vus au niveau de l'articulation du doigt mobile sur la main des pattes-mâchoires.

Le nombre de neurones varie suivant la position de l'organe (latérale ou ventrale) et suivant la position de la patte à laquelle il appartient.

Au niveau du ganglion, l'hypoderme est différencié : les cellules sont hautes, à noyaux basaux et possèdent une bande striée apicalement ou finement granuleuse.

Le nerf sensoriel ventral, issu du nerf principal de l'appendice, se trouve dans un plan parasagittal. Le nerf sensoriel latéral est de longueur sensiblement égale ; il forme un angle d'environ 90° avec le précédent.

Il nous a été possible de déterminer la polarité des neurones et l'existence d'une seule catégorie de neurones, grâce à la technique des imprégnations argentiques (technique de Holmes modifiée) : les cellules sensorielles périphériques sont des neurones bipolaires (fig. 39).



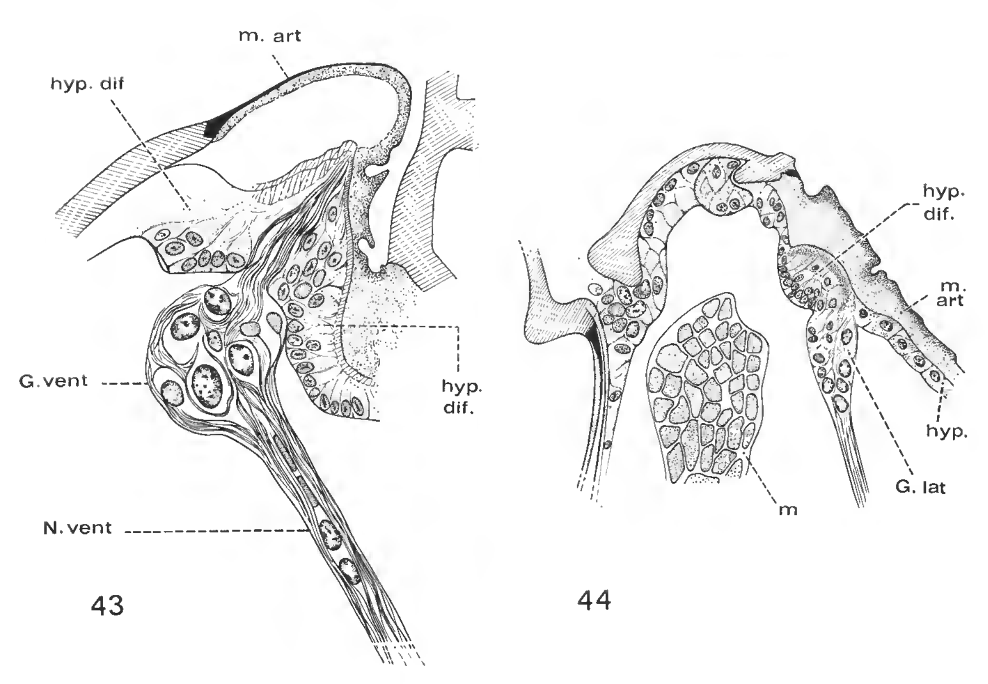


FIG. 42-44. — Organes propriorécepteurs céphalothoraciques. 42, représentation schématique d'une coupe parasagittale ; 43, ganglion ventral ; 44, ganglion latéral.

Remarque. — Pringle (1963) a divisé les propriorécepteurs des Arthropodes en deux groupes :

1. les sensilles chordotonaux ;
2. les neurones multipolaires.

Chez les Araignées, Legendre (1959) considère comme bipolaires toutes les cellules sensorielles périphériques. Rathmayer admet, lui, que les neurones bipolaires constituent un nouveau type de propriocepteurs puisque les organes décrits ne sont pas comparables aux sensilles chordotonaux ; il envisage des fonctions différentes selon les catégories de neurones d'*Eurypelma* : établissement du mouvement de la patte, de la direction et de la vitesse du mouvement, détermination de la durée nécessaire à l'accomplissement du mouvement.

Si à une identité de formes correspond une identité de fonctions, il est possible que les organes sensoriels des Pseudoscorpions aient des rôles comparables. L'expérimentation paraît cependant très difficile à réaliser.

e — Innervation de la patte-mâchoire

Les pédipalpes des Pseudoscorpions, seconde paire d'appendices postoraux, fonctionnent non seulement comme organes souvent venimeux d'attaque et de défense, mais aussi comme organes sensoriels porteurs de trichobothries (et de soies tactiles), celles-ci constituant les organes sensoriels les plus développés des Chernètes. Ils jouent également un rôle important lors de la parade nuptiale chez les Pseudoscorpions qui la pratiquent. Tous les auteurs anciens (Balzan, With, Tullgren, Ellingsen, Thorell, Kew, Redikorzev, Simon) et actuels (Chamberlin, Beier, Vachon, Gabbutt, Helversen) leur accordent une place prépondérante dans la systématique du groupe. La segmentation, la musculature, la denture, la trichobothriotaxie ont été et sont toujours étudiées par ces auteurs.

1. *Appareil venimeux*

Croneberg est le premier à l'avoir observé (1889) et à en avoir deviné la fonction, mais c'est J. C. Chamberlin (1924, 1931) qui a fait l'étude systématique de la morphologie externe des glandes et étudié leur répartition chez les différentes familles. Chez certaines familles (Cheliferidae, par exemple), ces glandes existent dans les deux doigts des pinces ; chez la plupart des Pseudoscorpions (dont les Neobisiidae), un seul doigt, le doigt fixe, en possède. Quelques familles (Feaellidae, Chthoniidae, Dithidae, par exemple) en sont privées. La glande venimeuse de *Neobisium caporiaccoi* (fig. 47 : gl. ven) est formée par quatre éléments tubulaires séparés, s'étendant de la face dorsale de la main jusqu'au « nodus ramosus » dans lequel ils se jettent par quatre atria chitineux. Les tubes glandulaires sont accolés au puissant nerf des pattes-mâchoires et à ses ramifications, aux trachées, au sinus sanguin.

2. *Trichobothries*

Ce sont des soies longues et fines localisées sur les doigts et la main des Pseudoscorpions, dans des dépressions circulaires de la cuticule nommées aréoles. Elles présentent une importance considérable dans la systématique du groupe tant par leur nombre et leur répartition que par leur ordre d'apparition au cours du développement postembryonnaire. L'étude de leur innervation montre l'existence de deux neurones géants à proximité de

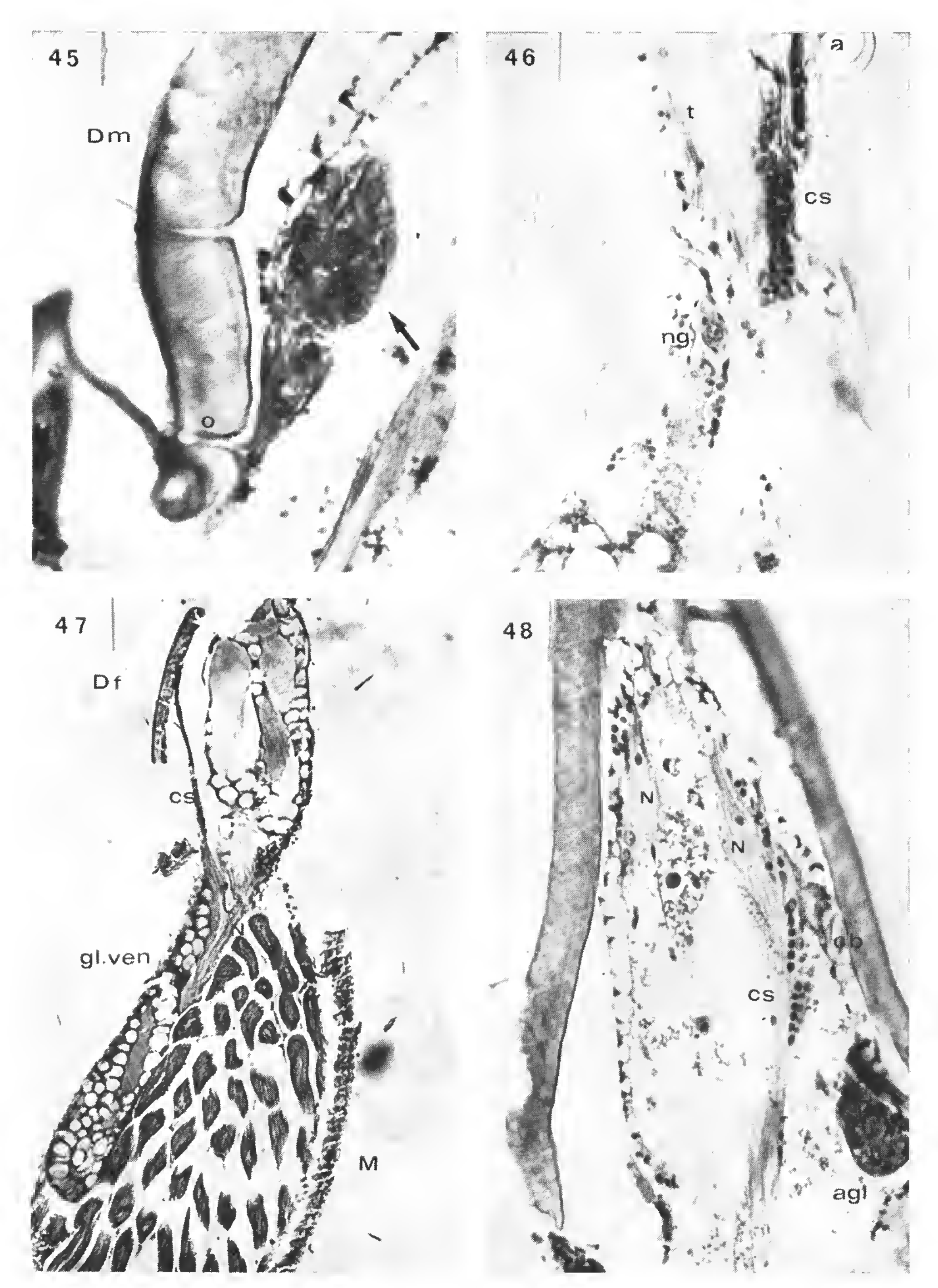


FIG. 45-48. — Pince, Bouin aqueux, triple coloration de A. Prenant. 45, acinus glandulaire de la base du doigt mobile, coupe longitudinale ; 46, un des deux neurones géants innervant une trichobothrie ; 47, coupe longitudinale du doigt fixe ; 48, coupe longitudinale du doigt mobile.

chaque aréole de trichobothrie (fig. 46, 49 : ng). Ces neurones géants sont toujours accompagnés de nombreuses cellules sensorielles à petits noyaux ronds (fig. 48, 49 : cs). L'étude de la répartition des fibres reste à faire. Le nerf des pattes-mâchoires se divise plusieurs fois, d'abord à la base des doigts, ensuite dans chaque doigt. L'innervation d'une tricho-

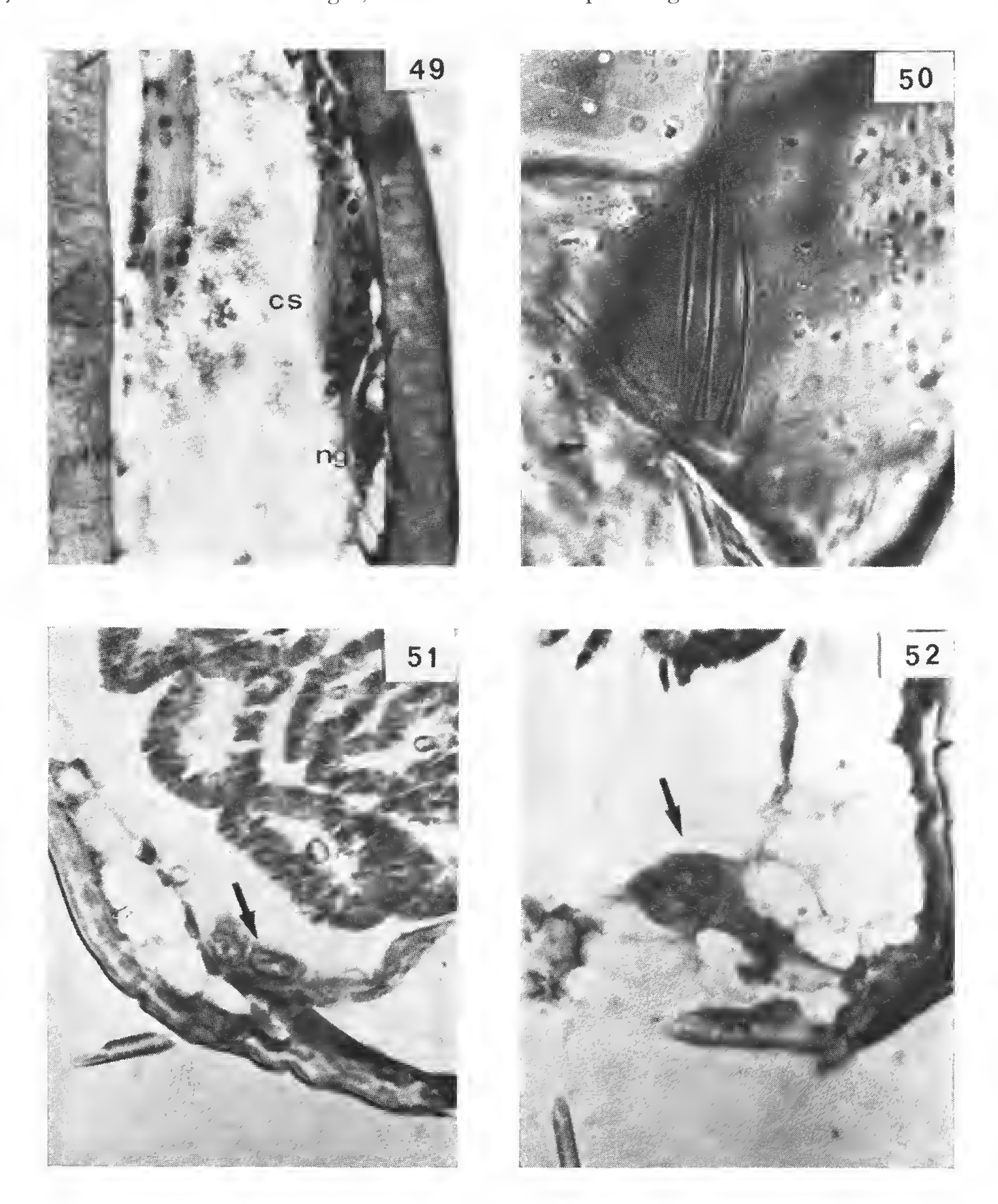


Fig. 49-52. — Patte-mâchoire. 49, coupe longitudinale du doigt mobile, Bouin aqueux, triple coloration de A. Prenant ; 50, trois fentes lyriformes de la hanche, vue externe ; 51, deux types d'innervation d'une soie de la hanche, Bouin aqueux, bleu alcian-trichrome en un temps.

bothrie est donc tout à fait particulière et ne ressemble en rien à l'innervation des soies ordinaires décrite par P. Gossel et que nous avons retrouvée au niveau des coxae des pattes-mâchoires. Là, chaque soie peut être innervée par une paire de neurones à noyaux juxtaposés, petits (fig. 51 : flèche), ou par un petit ganglion semblant appartenir au système sympathique (fig. 52 : flèche).

3. « *Spots sensoriels* »

J.C. Chamberlin (1931) figure et décrit sous le nom de « spots » des pores sur les doigts des pattes-mâchoires de diverses espèces : *Dasychernes inquilinus* Chamb., *Atemnus* sp., *Chelifer tuberculatus* Koch, « *Chelifer* » *rex* With, par exemple. Nous avons retrouvé, à la base du doigt mobile de *Neobisium caporiaccoi* près de l'articulation et en deux endroits opposés, deux groupes de pores qui sont les débouchés de massifs glandulaires pluricellulaires (fig. 45 à 48) : le qualificatif de « sensoriel » doit donc être exclu de la nomenclature. A première vue, il semble y avoir une analogie de fonction entre ces massifs sécréteurs et les acini glandulaires situés dans les coxae des pattes (fig. 159 à 164).

4. *Organes sensoriels tendineux*

Dans les doigts des pattes-mâchoires existent des organes issus d'une branche du nerf desservant le doigt et insérés sur la paroi dure du tégument. Ils sont constitués par une chaîne de petits noyaux sphériques, dont l'histologie reste à étudier. Ils pourraient être comparés aux organes de Johnson des Insectes (fig. 47 : cs).

6. **Vestiges du système sympathique**

Des chaînes sympathiques latérales paires vestigiales ont été décrites chez les Insectes et les Crustacés (J. R. Denis, 1928 ; J. Chaudonneret, 1950 ; H. Weber, 1952), chez les Aranéides (R. Legendre, 1959). De plus, entre les deux chaînes ventrales principales, on peut trouver une chaîne ganglionnaire impaire dite sympathique : le nerf de Leydig des Arthropodes, le nerf de Faivre des Sangsues. Le schéma complet du système nerveux primitif doit donc correspondre à un type pentaneure (J. Chaudonneret, 1950). Les trois chaînes sympathiques sont réunies entre elles et au système nerveux central par des commissures circulaires segmentaires, les divers ganglions étant situés aux niveaux d'intersection de ces commissures et des diverses chaînes nerveuses ; la portion dorsale de ces anastomoses circulaires commissurales, si elle a jamais existé, ne se retrouve plus.

Chez les Pseudoscorpions, les composants du système sympathique sont :

- La chaîne médiane impaire. Une partie des fibres du complexe nommé « pont stomodéal » donne naissance, dans la zone médiane du système nerveux, au nerf récurrent (Nr) et à la branche impaire du nerf rostral (NR) (fig. 14, 15).
- Les vestiges d'une chaîne latérale paire dont la partie antérieure est modifiée : condensation des ganglions et transformation de deux d'entre eux en éléments glandulaires (fig. 15, 16 : G_1, G_2).

a — Territoire stomodéal sympathique

Le pont stomodéal est une commissure complexe à laquelle participent des fibres issues de différents ganglions : fibres venant des ganglions chélicériens et fibres issues des ganglions sous-œsophagiens (fig. 36, 37). Les fibres les plus antérieures, dont il est impossible de localiser sur coupes les périkaryones d'origine, se recourbent dans le plan sagittal à 90° pour donner le nerf récurrent.

b — Nerf récurrent et branche impaire du nerf rostral

Le nerf récurrent traverse le corps parapharyngien dans le plan sagittal ; au sortir du corps parapharyngien, il se divise en deux branches, la branche rostrale impaire (NR) qui se ramifie plusieurs fois pour innerver les muscles du rostre et la branche pharyngienne qui suit le pharynx puis l'œsophage et dont les fibres, mêlées aux trachées qui entourent l'œsophage, sont extrêmement difficiles à suivre.

c — Système sympathique latéral. Glandes rétrocérébrales

Chaque neuromère : GPM, GP1, GP2, GP3, GP4, émet de chaque côté du corps deux nerfs :

— le nerf segmentaire latéro-ventral (fig. 14) ;

— le nerf segmentaire latéro-dorsal (fig. 15).

Les petits nerfs latéro-dorsaux se renflent en ganglions dès leur émergence des neuromères ; ces ganglions sont unis par un connectif qui forme la chaîne latérale sympathique paire.

Antérieurement, au niveau de la face latérale des ganglions des chélicères et des pattes-mâchoires, le schéma précédent est modifié (fig. 16). Un nerf sympathique latéral (Nsl), dont les périkaryones d'origine sont, soit dans les faces latérales du protocérébron, soit dans le ganglion chélicérien, soit dans le ganglion des pattes-mâchoires (aucune préparation, aucune reconstitution ne nous permet d'en déterminer l'origine exacte), d'abord tangent à la masse nerveuse, se divise (fig. 89), mais nous n'avons pu suivre avec certitude l'aboutissement de la première branche ; il est possible qu'elle aille innerver en particulier la glande salivaire (fig. 140, 141). La seconde branche est le point de départ antérieur de la chaîne sympathique latérale dont deux éléments (transformés plus ou moins complètement en glandes) sont particulièrement importants ; il s'agit des ganglions G_1 et G_2, comparables aux organes de Schneider des Aranéides et aux ganglions stomatogastriques des Scorpions (fig. 15, 89).

G_1 ne comprend généralement qu'une seule cellule glandulaire innervée par les fibres issues du neuromère des pattes 1 d'une part, et du nerf sympathique latéral d'autre part. Exceptionnellement, il peut comporter 5 ou 6 cellules (fig. 97). Il conserve en partie une structure de ganglion sympathique avec une membrane individualisée, des cellules gliales et des terminaisons de fibres nerveuses (fig. 95).

G_2 est constitué par huit à dix cellules glandulaires innervées par les fibres terminales du nerf passant par G_1 (fig. 89 et 94) ; il envoie des fibres nerveuses à l'intestin.

G_1 et G_2 sont reliés entre eux. Un nerf part de G_1 et se continue dorso-latéralement

par rapport à la masse nerveuse sous-œsophagienne, vers l'arrière. Des renflements ganglionnaires ont été vus au niveau des neuromères correspondant aux p2, p3 et p4 (fig. 15).

d — Vue d'ensemble du système sympathique des Pseudoscorpions. Plaques paraganglionnaires

Le développement du système sympathique, sa condensation dans la région antérieure et la transformation de deux ganglions en éléments glandulaires posent différents problèmes que nous croyons pouvoir relier à d'autres éléments morphologiques d'interprétation difficile : les plaques paraganglionnaires. La région rétrocérébrale et la région dorsale de la masse sous-œsophagienne constituent des lieux d'accumulation de neurosécrétion (au sens large) ; elles sont différenciées en « plaques paraganglionnaires » (fig. 27, 29, 53, 55, 72, 74 : ppg). Ces plaques sont constituées par les espaces ménagés entre le neurilemme et la névroglie rétrocérébrale ou sous-œsophagienne dorsale. Ces espaces renferment des terminaisons axonales nombreuses, fines, visibles sur une partie de leur parcours, longeant l'œsophage et s'en séparant en même temps que le nerf récurrent (fig. 27, 29). Certaines terminaisons véhiculent un produit de neurosécrétion au moment de la migration de ce produit. Elles proviennent des cellules neurosécrétrices protocérébrales et des cellules neurosécrétrices tritocérébrales. Les plaques paraganglionnaires sous-œsophagiennes dorsales sont parcourues par des trachées ; elles renferment de petits noyaux circulaires ou elliptiques. Il n'est pas possible, par la microscopie photonique, de définir les limites et les caractères des cellules auxquelles appartiennent ces noyaux. Seuls les noyaux, les terminaisons axonales et les flaques ou gouttelettes de sécrétion sont parfaitement visibles. La pénétration par diapédèse d'hémocytes dans les plaques a pu être observée chez une tritonymphe, quelques jours après le refus de nourriture (fig. 73) ; le transport de neurosécrétat par les hémocytes nous paraît donc presque certain et les plaques paraganglionnaires peuvent être interprétées non seulement comme des organes neurohémaux mais aussi comme des formations sympathiques. A l'appui de cette hypothèse, deux faits ont retenu notre attention :

1. J. P. Grillot (1968) décrit chez deux Coléoptères : *Chrysocarabus auronitens* (Fabr.) (Carabidae) et *Oryctes rhinoceros* L. (Scarabeidae), deux types d'organes neurohémaux métamériques associés à la chaîne nerveuse ventrale et interprétés comme des ganglions sympathiques. Ces ganglions sympathiques modifiés correspondent à deux types très différents de système nerveux : dans le premier cas, il n'y a aucune fusion de ganglion, au moins chez les larves ; dans le deuxième cas, les douze ganglions sont condensés en une masse unique et les ganglions sympathiques correspondants ne sont plus individualisés ; ils prennent la forme de plaques incluses dans la masse nerveuse, contenant des flaques de neurosécrétion, des terminaisons nerveuses de cellules neurosécrétrices et des cellules d'aspect glial.

2. L'étude de l'innervation des ganglions sympathiques rétrocérébraux modifiés des Pseudoscorpions conduit à admettre que le nerf principal se rendant à G_1 et par là même à G_2 est issu soit des faces latérales du protocérébron, soit du neuromère des pattes-mâchoires, soit du neuromère chélicérien. Nous ne pouvons affirmer, comme c'est le cas des organes de Schneider des Aranéides et des ganglions stomatogastriques des Scorpions, qu'il est issu des cellules protocérébrales neurosécrétrices. Rien n'interdit de penser que les plaques paraganglionnaires correspondent à certains autres neuromères du système nerveux.

En résumé, le lieu d'accumulation du produit de neurosécrétion protocérébrale est représenté par les « ganglions stomatogastriques » de Police chez les Scorpions et par les organes de Schneider chez les Araignées. Chez les Opilions, les Solifuges, les Acariens, les Pseudoscorpions, le lieu d'accumulation du produit de neurosécrétion protocérébrale est représenté par les plaques paraganglionnaires. Il n'est pas interdit de penser que les plaques paraganglionnaires, organes neurohémaux certains, sont des formations sympathiques correspondant à certains neuromères du système nerveux très condensé des Pseudoscorpions. Par ailleurs, seuls deux des ganglions de la chaîne sympathique latérale sont transformés en éléments glandulaires recevant le produit de neurosécrétion des cellules neurosécrétrices du ganglion des pattes-mâchoires (et peut-être des p1, mais seul le cheminement le long des axones du nerf interganglionnaire a été observé).

C. — Neurosécrétion et glandes endocrines

Chez les Arthropodes — où les Insectes et les Crustacés constituent les groupes les plus étudiés — le développement postembryonnaire est sous la dépendance du système nerveux et des glandes endocrines. Sous l'influence de stimuli externes (température lumière, etc.) et de stimuli internes (nutrition, métabolisme), le système nerveux central agit sur le fonctionnement des glandes endocrines. Des cellules nerveuses spécialisées, les cellules neurosécrétrices, subissent des modifications cycliques en rapport avec la mue (J. J. Bounhiol, 1953 ; L. Arvy et M. Gabe, 1953 ; M. Gabe, 1953, 1954, 1955 ; H. Herlant-Meewis et L. Paquet, 1956 ; R. Legendre, 1954, 1956 ; H. Herlant-Meewis et J. Naisse, 1957 ; J. Naisse, 1959 ; C. Junqua, 1956, 1957, 1966 ; C. Juberthie, 1964). On connaît différents types de glandes endocrines placées sous le contrôle du système nerveux ; ce sont les *corpora cardiaca*, les *corpora allata* et la glande de mue des Insectes, la glande du sinus et l'organe Y (glande de mue) des Crustacés. Chez les Chélicérates, des centres neurosécréteurs protocérébraux et des glandes endocrines ont été décrits : les ganglions stomatogastriques de Police des Scorpions, les organes parapharyngiens des Pseudoscorpions, les organes de Schneider des Aranéides, les plaques paraganglionnaires des Opilions, des Acariens, des Solifuges ; mais les processus physiologiques contrôlant le développement postembryonnaire chez les Pseudoscorpions ne sont pas connus.

Chez les Pseudoscorpions, M. Vachon reconnaît cinq stades dans le développement postembryonnaire, deux stades larvaires et trois stades libres nymphaux : protonymphal, deutonymphal, tritonymphal. Le passage d'un stade à l'autre est toujours marqué par une exuviation qui s'accomplit dans un nid de retraite où l'animal est resté en léthargie pendant près d'une semaine.

Après l'exuviation, le Pseudoscorpion ne reprend son activité qu'après une période dite d'assouplissement (M. Vachon, 1935). C'est sur la phase du développement allant du stade tritonymphal au stade adulte que nos recherches ont été effectuées.

Chez l'adulte, les fixations ont été pratiquées sur des animaux dont l'âge et les conditions d'élevage étaient connues : avant ou après l'accouplement, pendant la diapause hivernale.

M. Gabe a réalisé l'étude histologique de la neurosécrétion chez les adultes de *Garypus beauvoisi* (Garypidae) et *Chelifer cancroides*. Ses conclusions sont les suivantes :

1. Les deux espèces examinées sont pourvues de cellules neurosécrétrices protocérébrales moins nettement groupées que celles des Scorpions, colorables non seulement par les méthodes de mise en évidence élective du produit de neurosécrétion mais aussi par les méthodes dites générales.

2. Les axones issus de périkaryones constituent une voie neurosécrétrice caractérisée par des images de cheminement axonal aboutissant à des organes pairs et symétriques, accolés au tritocérébron, jointifs sur la ligne médiane : les organes parapharyngiens.

3. Le produit de neurosécrétion s'accumule entre les cellules des organes parapharyngiens qui élaborent elles-mêmes un produit de sécrétion propre.

4. La masse nerveuse sous-œsophagienne contient des cellules neurosécrétrices dont les caractères histologiques correspondent point par point à ceux des périkaryones protocérébraux.

Nous avons, chez l'adulte de *Neobisium caporiaccoi* (Neobisiidae), retrouvé certains résultats de M. Gabe, c'est-à-dire l'existence de cellules neurosécrétrices protocérébrales et sous-œsophagiennes, d'un corps parapharyngien à morphologie de « glande endocrine » où aboutit, dans les espaces intercellulaires, un produit de neurosécrétion (fig. 53 et 84). Nous pouvons aussi compléter, avec quelques modifications, les autres données rapportées ci-dessus.

Nos observations portent sur deux années au cours desquelles nous avons élevé isolément plusieurs centaines de jeunes à partir de la naissance.

1. **Méthodes histologiques**

Des fixations au liquide de Bouin aqueux ont été effectuées pour chaque période citée précédemment. Elles ont été faites toutes les vingt-quatre heures pendant la période allant du début de l'engourdissement de la tritonymphe à la fin de la période de rétablissement de l'adulte. Pour permettre une pénétration plus rapide du fixateur, les appendices sont sectionnés le plus près possible de leur base et une large boutonnière est pratiquée dans l'abdomen.

Déshydratation par l'alcool butylique et l'alcool éthylique. Inclusion mixte colloïdine-paraffine ; paraffine ; paraplast.

Colorations :

— hématoxyline chromique-phloxine de Gomori ;
— fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine ferrique-picro-indigocarmin, selon M. Gabe ;
— azan ;

— bleu alcian-trichrome en un temps (Martoja-Pierson) ;
— fuchsine paraldéhyde-trichrome en un temps (Gabe) ;
— trichrome de Mallory.

2. Localisation des cellules neurosécrétrices chez l'adulte pendant la période de rétablissement

Immédiatement après la dernière exuviation et pendant les premiers jours de la période de rétablissement, des cellules neurosécrétrices sont observables dans le protocérébron et la masse sous-œsophagienne ; elles constituent trois groupes :

1. Le groupe impair des cellules protocérébrales qui réunit des cellules dont le cytoplasme se colore par l'azocarmin en rose-rouge ou par le bleu d'aniline en bleu (azan). Les sécrétions ont donc des affinités pour deux des colorants du mélange. Cette différence d'affinité peut être attribuée soit à la coexistence de deux types de cellules, les unes à cytoplasme basophile, les autres à cytoplasme acidophile, soit à des états physiologiques différents d'un même type de cellules. Nous avons cependant remarqué que, pendant un « état de charge » maximum c'est-à-dire à un même stade, correspondaient deux types de cellules à affinités différentes. Les différences dans l'affinité tinctoriale ont été également observées par la coloration au bleu alcian-trichrome en un temps et par la triple coloration de A. Prenant.

2. Le groupe latéral des cellules protocérébrales : les cytoplasmes retiennent le bleu d'aniline par la méthode à l'azan et le bleu alcian dans la coloration bleu alcian-trichrome en un temps.

3. Les cellules sécrétrices sous-œsophagiennes : les cytoplasmes des cellules du ganglion des pattes-ambulatoires 1 se colorent très intensément par l'azocarmin. Dès le cinquième jour de la période de rétablissement, ces cellules présentent le stade de charge maximum avec « polarisation » du matériel de neurosécrétion. Des cellules sécrétrices à affinité pour l'azocarmin, à des stades variables, ont été observées dans les ganglions des pattes-mâchoires, des pattes ambulatoires 4, dans le ganglion abdominal (au niveau de la *cauda equina*). Les cellules sécrétrices sous-œsophagiennes médianes ont des affinités pour le bleu d'aniline de l'azan.

Pendant cette période, le corps parapharyngien comprend des cellules à limites indistinctes, à noyaux petits assez « serrés », à cytoplasme gris-bleu (azan) (fig. 85) ; les plaques paraganglionnaires rétrocérébrales accumulent des gouttelettes bleues et rouges (azan) de taille moyenne ; les cellules des glandes rétrocérébrales se colorent en rose-rouge par l'azocarmin.

A la fin de la période de rétablissement et au début de la période d'activité, les phénomènes sécrétoires s'affirment nettement et des cellules neurosécrétrices sont visibles dans le tritocérébron.

1. De nombreuses cellules protocérébrales de la zone médiane sont au stade de charge maximum ; selon les cellules, les sécrétions qui s'accumulent à la périphérie des périkaryones sont soit bleues, soit mauves (bleu alcian-trichrome en un temps), soit bleues, soit rouges (azan).

2. Les cellules tritocérébrales forment un groupe pair de trois cellules qui se colorent par le bleu alcian (fig. 60).

3. Les cellules sous-œsophagiennes existent dans tous les ganglions, à des stades d'accumulation plus ou moins avancés. Elles présentent les deux types d'affinité tinctoriale et des formes différentes ; les cellules à cytoplasme coloré par le bleu alcian sont les plus nombreuses. Des cellules au stade de charge maximum ont été observées dans le ganglion des pattes-mâchoires, dans la zone ganglionnaire des pattes 4 et dans la zone ganglionnaire abdominale.

La plaque paraganglionnaire rétrocérébrale accumule pendant cette période des gouttelettes bleues et mauves (trichrome en un temps-bleu alcian) ou roses et bleues (azan). La plaque paraganglionnaire dorsale sous-œsophagienne n'accumule que de fines granulations bleues (bleu alcian-trichrome en un temps).

Le corps parapharyngien, développé, est constitué de cellules uniformes à petits noyaux, à limites distinctes, à fines inclusions cytoplasmiques colorées en bleu intense (bleu alcian-trichrome en un temps).

Les glandes rétrocérébrales présentent des affinités pour l'azocarmin (azan) et se colorent en mauve par la technique trichrome en un temps-bleu alcian.

3. Localisation des cellules neurosécrétrices chez une femelle vierge au moment de la ponte et cheminement du produit de neurosécrétion

Il existe un groupe impair (ou deux groupes accolés) de 25 à 30 cellules sécrétrices protocérébrales (fig. 53, 54 : cns) dans le plan sagittal et près de ce plan. Cette région neurosécrétrice groupe des cellules (ayant les dimensions de neurones banaux) dont les phases sécrétoires sont différentes. Certaines cellules présentent des flaques de neurosécrétion localisées aux pôles, d'autres des granulations fines, diffuses dans le cytoplasme. La neurosécrétion se colore par la fuchsine paraldéhyde, l'hématoxyline chromique de Gomori, le bleu alcian. Nous ne pouvons affirmer avoir affaire à deux types de cellules : les unes dont la sécrétion deviendrait basophile après oxydation permanganique, les autres dont la sécrétion resterait acidophile dans les mêmes conditions. Il est possible que les mêmes cellules passent par des états physiologiques différents. Ce groupe de cellules correspond au groupe décrit par M. Gabe (1955) chez *Garypus beauvoisi*. Le cheminement axonal du produit de sécrétion est différent de celui observé par M. Gabe (fig. 54, flèche). Il a lieu dans un plan parasagittal : le « neurosécrétat » va des cellules neurosécrétrices à l'œsophage ; les axones accompagnent l'œsophage sur une partie de son trajet, puis se dirigent postérieurement vers la plaque paraganglionnaire rétrocérébrale (fig. 55) qui ne semble pas contenir un produit de sécrétion propre.

Le cheminement du produit de neurosécrétion a lieu en même temps que la multiplication des hémocytes (h) chargés de sécrétion dans la capsule périneurale (fig. 84), autour des nerfs (fig. 56), dans le corps parapharyngien (fig. 84) où ils envahissent les espaces intercellulaires. Le corps parapharyngien possède à ce moment des cellules sphériques, à noyaux centraux, circulaires ou ovoïdes, dont le cytoplasme, qui contient des grains très petits répartis de façon homogène, n'a aucune affinité particulière pour l'azocarmin, l'hématoxyline chromique de la méthode de Gomori, le bleu alcian ou la fuchsine paraldéhyde.

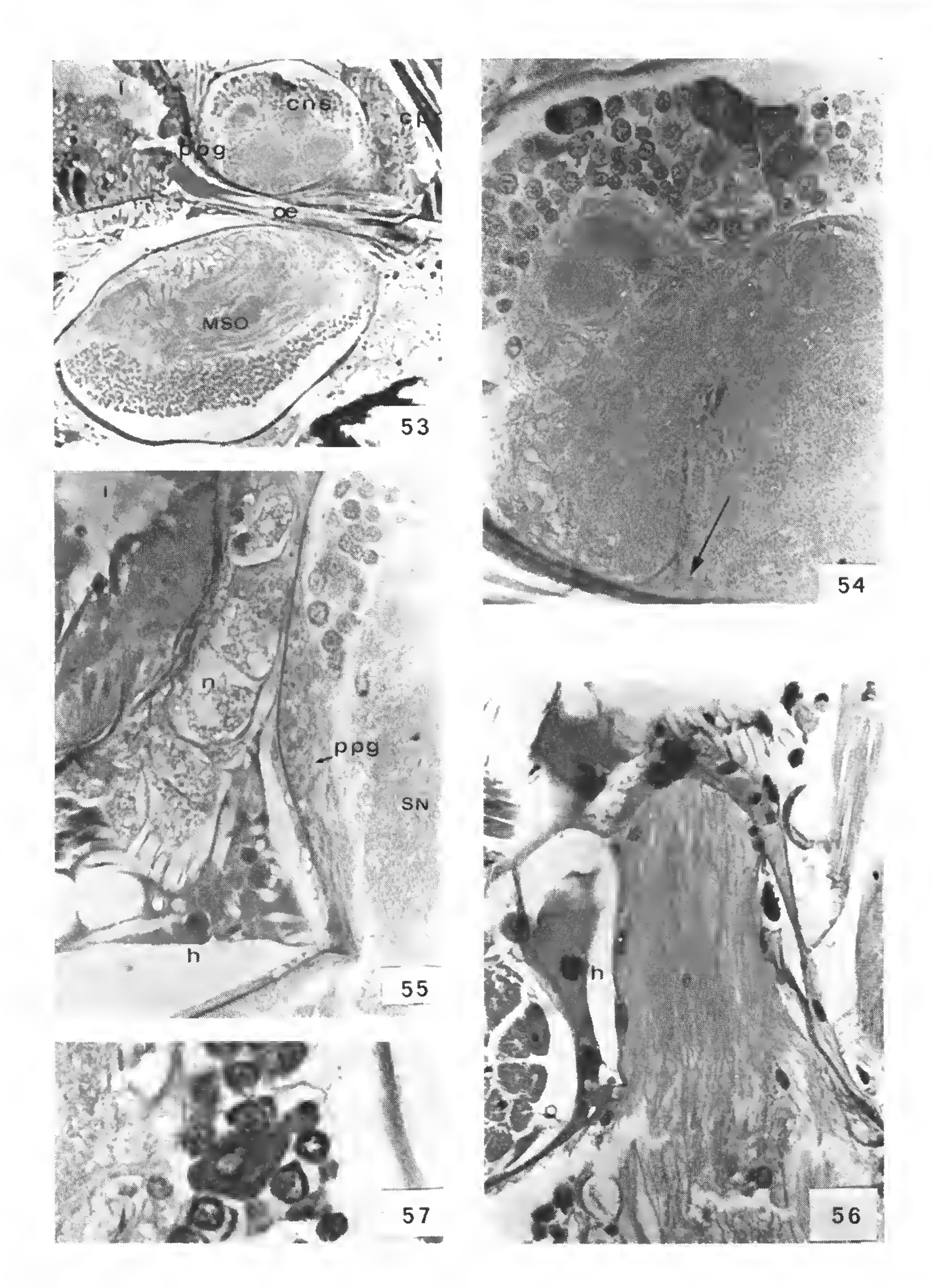


Fig. 53-57. — Neurosécrétion, ♀ vierge, période de fécondation. 53, coupe sagittale du céphalothorax, Bouin aqueux, trichrome de Mallory ; 54, cheminement du produit de neurosécrétion, coupe parasagittale, trichrome de Mallory ; 55, multiplication des hémocytes dans le sinus sanguin rétrocérébral ; 56, hémocytes chargés de matériel de neurosécrétion autour du nerf des pattes-mâchoires, Bouin aqueux fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine ferrique-picro-indigocarmin ; 57, cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes, même coloration.

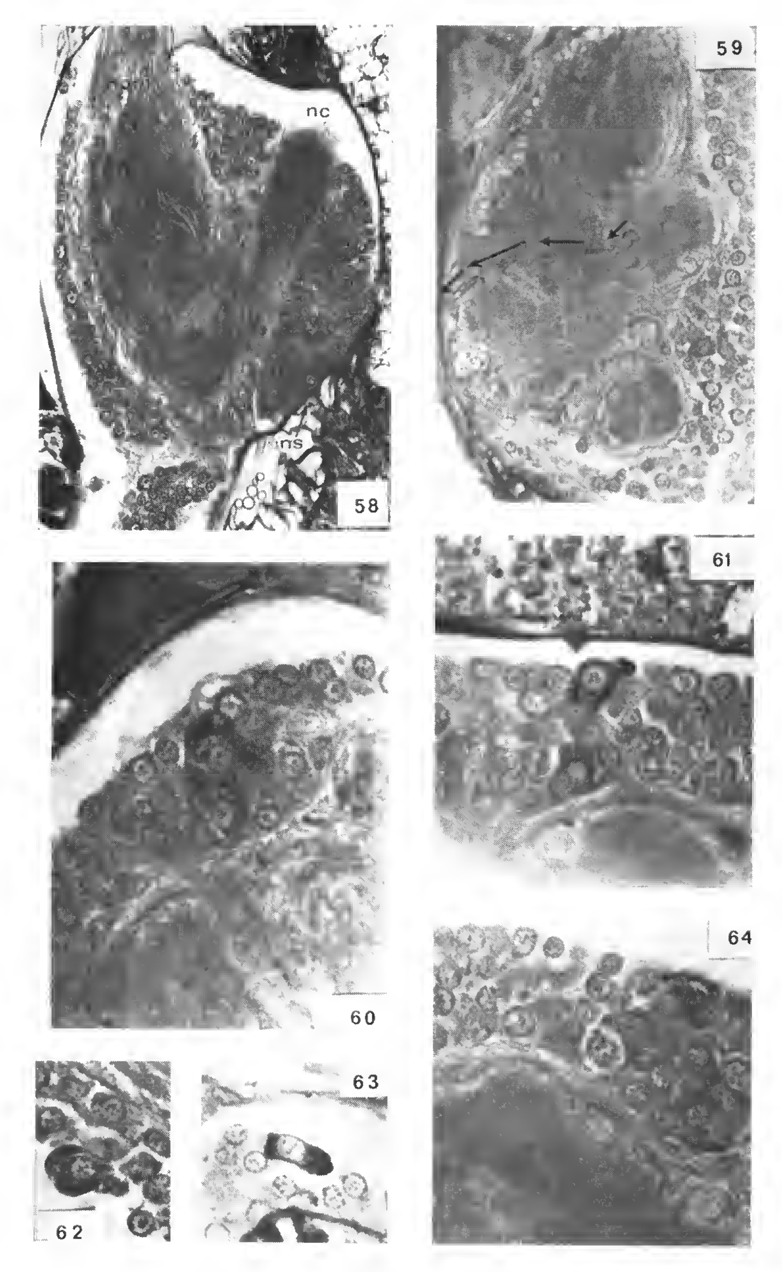


Fig. 58-64. — Neurosécrétion. 58, coupe parasagittale au niveau des cellules neurosécrétrices protocérébrales latérales, bleu alcian-trichrome en un temps ; 59-62, 64, premier jour de paralysie : 59, cheminement axonal issu du groupe neurosécréteur tritocérébral, fuchsine paraldéhyde-trichrome en un temps ; 60, l'un des groupes neurosécréteurs tritocérébraux, fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine-picro-indigocarmin ; 61-64, cellules neurosécrétrices protocérébrales, bleu alcian-trichrome en un temps ; 62, cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes, même coloration ; 63, septième jour de paralysie, fuchsine paraldéhyde-trichrome en un temps.

En résumé, un groupe protocérébral de cellules neurosécrétrices entre en activité au moment de la ponte ; la voie neurosécrétrice aboutit à une plaque paraganglionnaire, région dilatée du neurilemme, rétrocérébrale, elle-même en contact avec la capsule périneurale ; des hémocytes, très nombreux, transportent le neurosécrétat par voie sanguine à tous les organes et en particulier à un organe d'aspect glandulaire, le corps parapharyngien. M. Gabe avait noté une « anomalie » : la position antérocérébrale du corps parapharyngien, par opposition à la position toujours rétrocérébrale des organes de même type chez les Arachnides. Cette anomalie est donc expliquée ici : l'organe homologue des plaques paraganglionnaires des Acariens, des Solifuges et des Opilions est représenté par les plaques paraganglionnaires, le produit de neurosécrétion ne se rendant au corps parapharyngien que secondairement, par voie sanguine.

4. Zones neurosécrétrices au cours de l'intermue

a — Zone neurosécrétrice protocérébrale

La zone neurosécrétrice protocérébrale est observable tout au long des différentes phases du cycle d'intermue mais souvent seulement sous forme de cellules à cytoplasme sidérophile. Un « neurosécrétat » n'est décelable par l'azocarmin, l'hématoxyline chromique, la fuchsine paraldéhyde ou le bleu alcian que les premier et deuxième jours de retraite dans le nid (c'est-à-dire au début de la période de paralysie [fig. 61, 64 : 1er jour de retraite ; fig. 65, 66 : 2e jour de retraite] puis à partir du 4e jour de retraite [fig. 67 : 4e jour ; fig. 68 : 6e jour ; fig. 69 : 7e jour ; fig. 70 : 8e jour]). Le cheminement d'un « neurosécrétat » a été observé les 8e et 9e jours de retraite, c'est-à-dire peu de temps avant l'exuviation et alors que la nouvelle cuticule est déjà décollée par rapport à l'ancienne et que la crise mitotique a eu lieu (4e, 5e, 6e et 7e jours de retraite). L'organe d'accumulation est la plaque paraganglionnaire. Le jour qui précède l'exuviation, et tout de suite après l'exuviation, au début de la période de rétablissement, il existe toujours des cellules diversement chargées en produits de sécrétion mais nous n'avons observé aucune décharge correspondante.

b — Zone neurosécrétrice tritocérébrale

Cette zone est composée par deux groupes de trois cellules, symétriques par rapport au plan sagittal, dans le cortex tritocérébral au niveau du corps parapharyngien (fig. 14, 60). Ces cellules présentent leur maximum d'activité à deux moments du cycle d'intermue :

1. Un cheminement partiel a été observé le 1er jour de retraite dans le nid (fig. 59), c'est-à-dire dans les heures qui suivent la période d'engourdissement (il est cependant difficile de situer avec certitude l'origine du cheminement car des cellules protocérébrales montrent au même moment des signes d'activité sécrétoire).

La plaque paraganglionnaire est, à ce moment, très riche en produit de neurosécrétion. Nous n'avons pas observé de prolifération d'hémocytes et le corps parapharyngien ne montre aucune flaque de sécrétion.

2. Un deuxième cheminement de sécrétion par voie axonale a été observé le 6e jour de retraite dans le nid. Cette période correspond à une phase mitotique et au décollement de la nouvelle cuticule.

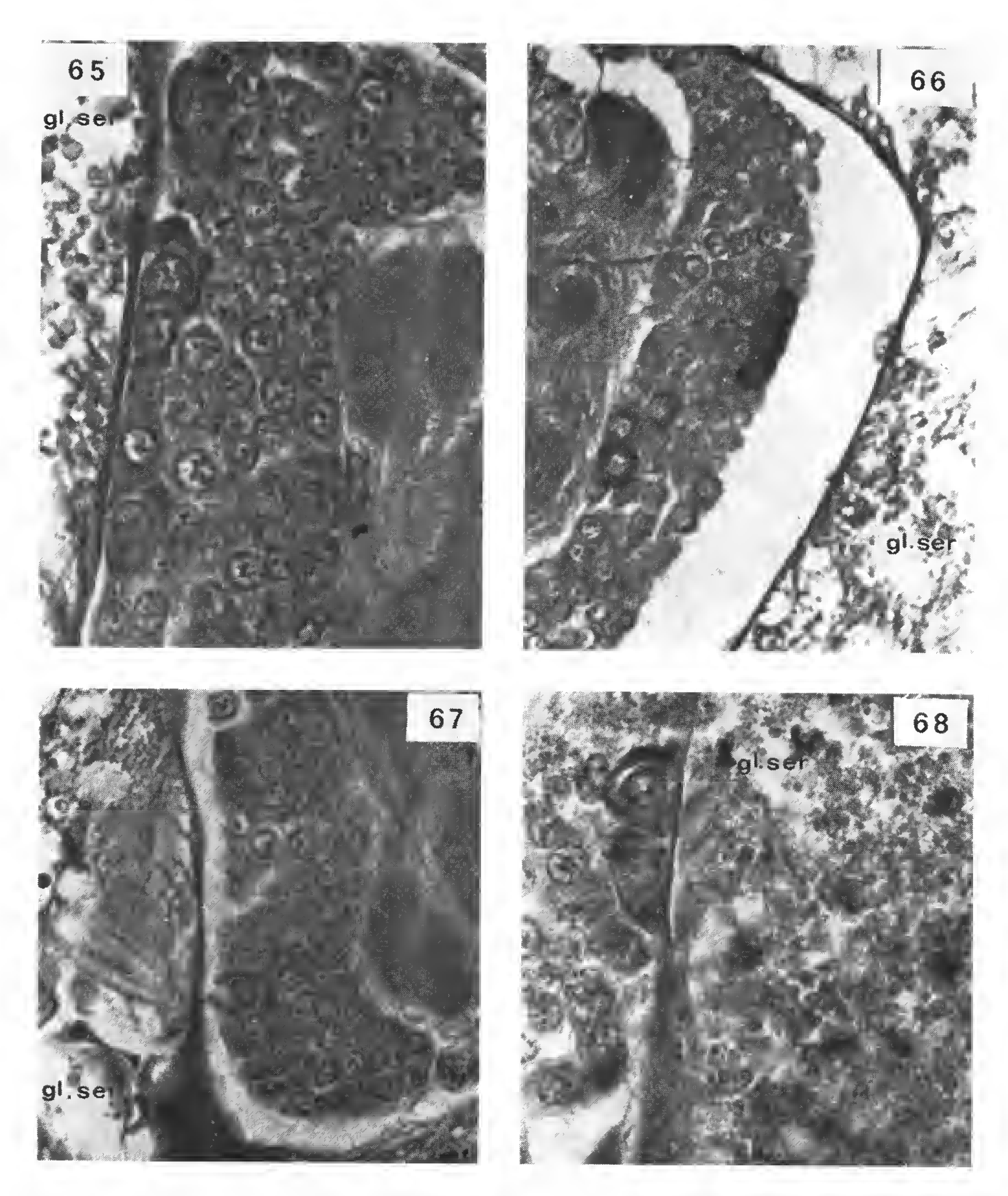


FIG. 65-68. — Cellules neurosécrétrices protocérébrales. 65, 2e jour de paralysie, bleu alcian-trichrome en un temps ; 67, 4e jour de paralysie, même coloration ; 68, 6e jour de paralysie, même coloration ; 66, 2e jour de paralysie, fuchsine paraldéhyde-trichrome en un temps.

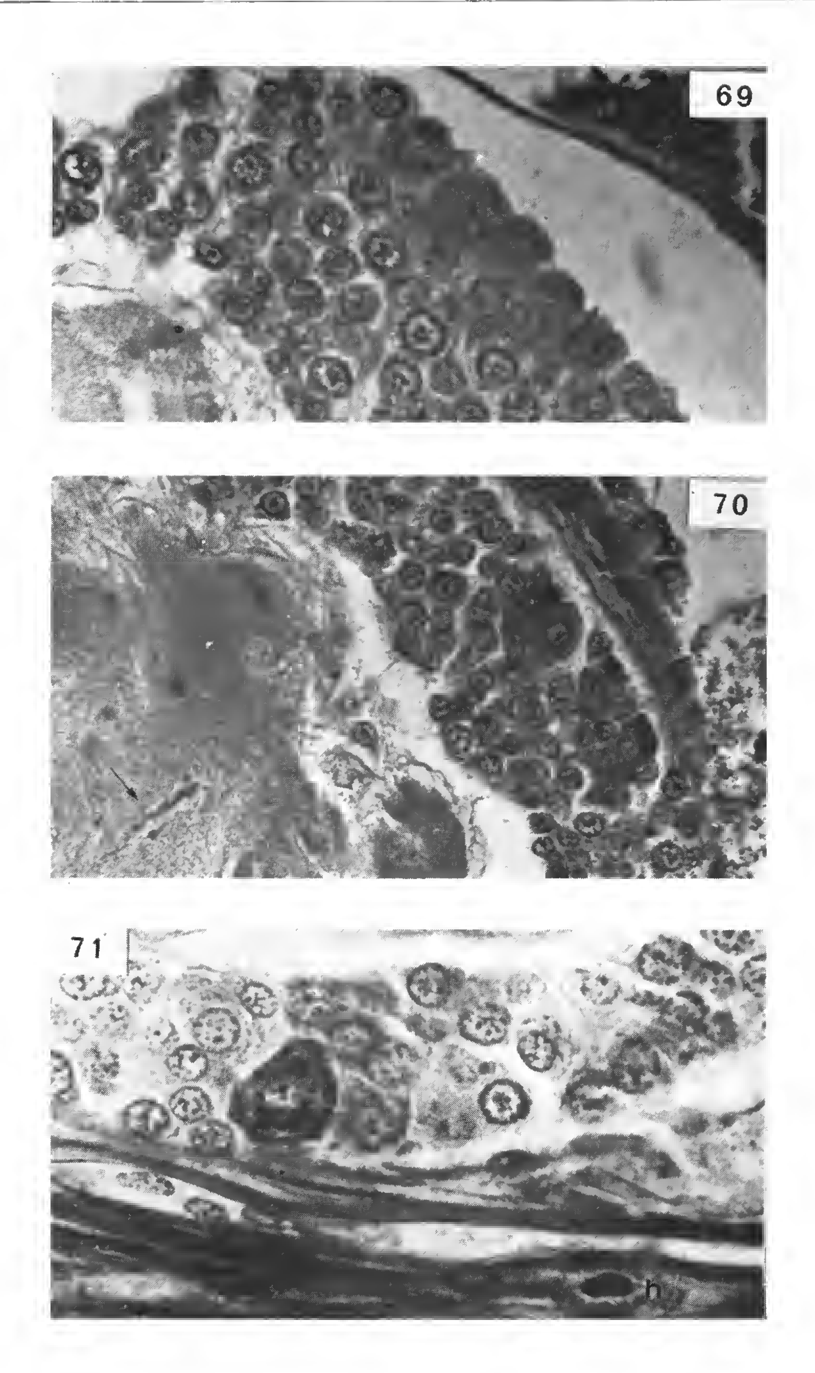


Fig. 69-71. — Neurosécrétion, bleu alcian-trichrome en un temps. 69, cellules neurosécrétrices protocérébrales, 7e jour de paralysie ; 70, mêmes cellules et cheminement axonal, 8e jour de paralysie ; 71, cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes et lyse des muscles.

c — Cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes

On en trouve, éparses, dans toute l'écorce ganglionnaire correspondant aux ganglions des appendices au cours des différentes phases du cycle d'intermue. Elles sont polymorphes (fig. 57 : cellule sécrétrice sous-œsophagienne de l'adulte ♀ au moment de la ponte ; fig. 62 : 1[er] jour de retraite dans le nid ; fig. 71 : 4[e] jour ; fig. 63 : 7[e] jour). Les voies d'éva-

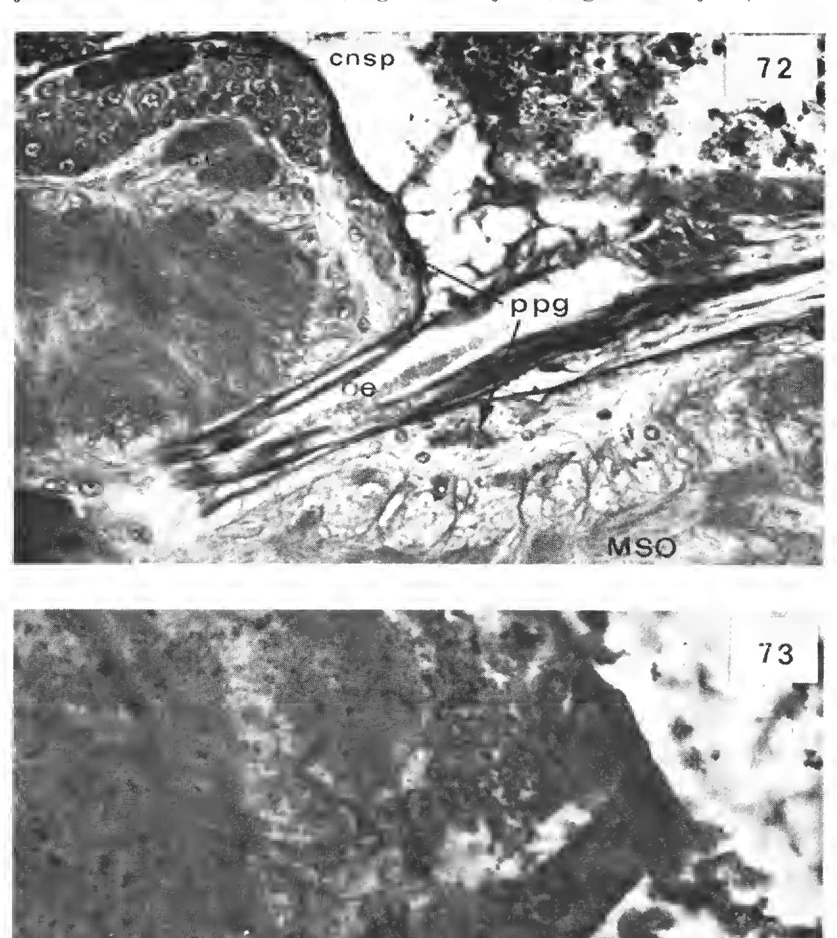


Fig. 71-73. — Plaques paraganglionnaires. 72, 4 jours après le refus de nourriture (1[er] jour de paralysie), bleu alcian-trichrome en un temps ; 73, 3 jours après le dernier repas, hématoxyline chromique-phloxine de Gomori.

cuation n'ont pas été observées, mais la présence d'un matériel de neurosécrétion abondant a été relevée dans la plaque paraganglionnaire dorsale de la masse sous-œsophagienne, de 24 heures après le dernier repas jusqu'à la retraite dans le nid et les 2e et 8e jours de retraite dans le nid. Il est possible qu'il y ait une relation directe entre certaines cellules et le sinus périneural.

5. **Plaques paraganglionnaires**

Les plaques paraganglionnaires constituent :
— dans le neurilemme cérébral postérieur, une lentille biconvexe irriguée par le sinus périneural et innervée par des fibres protocérébrales ;
— sur la face dorsale de la masse nerveuse sous-œsophagienne, une aire lenticulaire biconvexe.

Elles sont composées de grandes cellules à cytoplasme clair et spongieux et à noyau sphérique.

Nous avons observé nettement la répartition des fibres nerveuses à l'intérieur des plaques (fig. 27, 28, 29), mais nous n'avons suivi que partiellement le trajet des axones chargés de produits de sécrétion, d'abord jusqu'à l'œsophage dans un plan parasagittal, puis suivant l'œsophage et s'incurvant vers l'arrière en direction de la plaque paraganglionnaire rétrocérébrale qu'ils innervent selon toute vraisemblance.

Les plaques paraganglionnaires se caractérisent essentiellement par l'accumulation de produits de sécrétion (réactions PAS^- et PAS^+) se présentant sous la forme de gouttelettes ayant les mêmes affinités tinctoriales que les produits de neurosécrétion des cellules protocérébrales, tritocérébrales et sous-œsophagiennes. Le « neurosécrétat » de la plaque paraganglionnaire est visible avant et pendant la phase de paralysie (fig. 74 : 1er jour de retraite dans le nid, présence d'un matériel de neurosécrétion). Dans les deux plaques, il disparaît pendant les deux jours précédant l'exuviation. Nous avons vu que différentes cellules nerveuses montrent une activité sécrétoire durant cette période : une zone protocérébrale médiane à nombreuses cellules, une zone tritocérébrale paire. Les plaques paraganglionnaires reçoivent probablement l'un et l'autre produit de neurosécrétion provenant de ces cellules d'origines différentes. La plaque paraganglionnaire sous-œsophagienne est très riche en matériel PAS^+ pendant la période qui suit le refus de nourriture et jusqu'au début de la retraite dans le nid. Un matériel PAS^+ se retrouve également dans les cellules gliales de la névroglie.

Pendant l'ovogenèse les plaques paraganglionnaires rétrocérébrales reçoivent le matériel de neurosécrétion provenant des cellules protocérébrales.

En conclusion, il existe un cycle bien défini au cours duquel l'accumulation du produit de sécrétion dans les plaques se superpose à l'activité des cellules neurosécrétrices protocérébrales, tritocérébrales et sous-œsophagiennes.

6. **Corps parapharyngien**

Décrit pour la première fois par M. GABE en 1955, le corps parapharyngien est un organe impair, accolé au tritocérébron, à l'avant de la masse nerveuse, et dorsal par rapport au

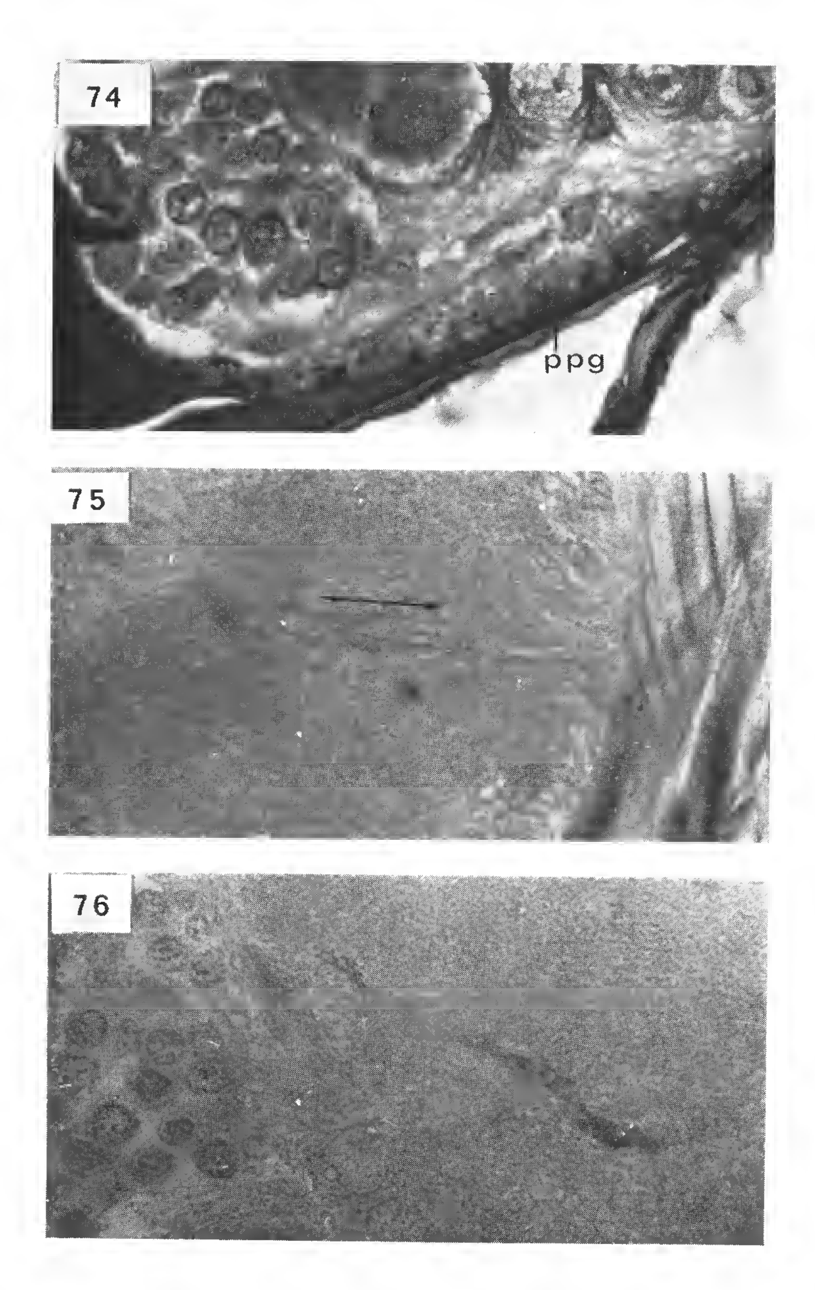


Fig. 74-76. — Neurosécrétion. 74, plaque paraganglionnaire, 1er jour de paralysie, fuchsine paraldéhyde-trichrome en un temps ; 75-76, cheminement axonal, ♀ vierge, période de fécondation, fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine ferrique-picro-indigocarmin.

pharynx (fig. 17, 85). Il est en relation directe avec le sinus périneural d'une part et avec le sinus accompagnant chaque trachée d'autre part. Nous n'avons pas observé son innervation. Il est traversé par le nerf rostral.

a — Histophysiologie du corps parapharyngien chez l'animal adulte, au moment de la ponte (fig. 84)

Dans l'ensemble, les cellules en place sont sphériques, séparées les unes des autres par un stroma conjonctif ; les noyaux sont centraux, arrondis ; le cytoplasme est dense. Dans les espaces intercellulaires de nombreux hémocytes, arrivés par la voie de la capsule périneurale, sont visibles, chargés de produit de sécrétion. Des noyaux d'apparence pycnotique existent également. Des échanges ont certainement lieu dans les espaces intercellulaires entre les hémocytes « chargés » d'une part et les cellules en place d'autre part. Il n'est pas exclu que les hémocytes véhiculent une substance au niveau de tous les organes par la voie de ces sinus. Il est possible également qu'ils achèvent leur cycle au niveau du corps parapharyngien pour y être histolysés.

b — Histophysiologie du corps parapharyngien au cours du cycle d'intermue

Des transformations considérables se produisent après le refus de nourriture ; le corps parapharyngien a l'apparence d'un amas de cellules mésenchymateuses dont certaines sont anastomosées en réseau ; d'autres, arrondies, sont emprisonnées dans le réseau, sauf à la périphérie où elles deviennent des éléments libres circulants. Il n'est pas alors possible de les distinguer des jeunes hémocytes.

2e jour de retraite (fig. 78) : l'organe présente un aspect compact, avec quelques petits espaces vides entre des cellules à limites bien visibles et à noyaux allongés ou circulaires, parfois lobés ; des hémocytes à noyaux lobés et à cytoplasme dense sont présents dans le sinus périneural, dont on remarque les relations étroites avec le corps parapharyngien, et dans le corps parapharyngien lui-même. Les limites de l'organe semblent assez floues ; les cellules sont libres à la périphérie.

4e jour de retraite (fig. 79) : le volume de l'organe est plus important ; les cellules ont un aspect mésenchymateux uniforme ; le sinus périneural est presque vide.

6e jour (fig. 80) : de nombreuses cellules dégénèrent ; le corps parapharyngien est réduit ; quelques rares hémocytes persistent entre les mailles du réseau fortement coloré par la fuchsine paraldéhyde.

7e jour (fig. 81) : l'organe parapharyngien a repris une forme volumineuse ; les cellules, serrées les unes contre les autres, sont de formes très diverses ; les mitoses sont nombreuses.

8e jour (fig. 83) : l'organe contient des cellules indifférenciées, à noyaux arrondis, à cytoplasme dense, peu serrées, surtout à la périphérie ; certaines cellules continuent à se diviser ; les hémocytes à noyaux lobés sont nombreux. Cette période correspond à la période de décharge des cellules neurosécrétrices tritocérébrales et aussi au remaniement des muscles qui nécessite la mise en œuvre de nombreux hémocytes.

9e jour (fig. 82) : l'aspect est plus homogène, plus dense ; on n'observe aucune mitose ; de gros hémocytes, souvent bilobés, arrivent par le sinus périneural ; le réseau conjonctif est peu visible ; les cellules sont dans l'ensemble serrées les unes contre les autres ; les noyaux sont petits, le cytoplasme dense.

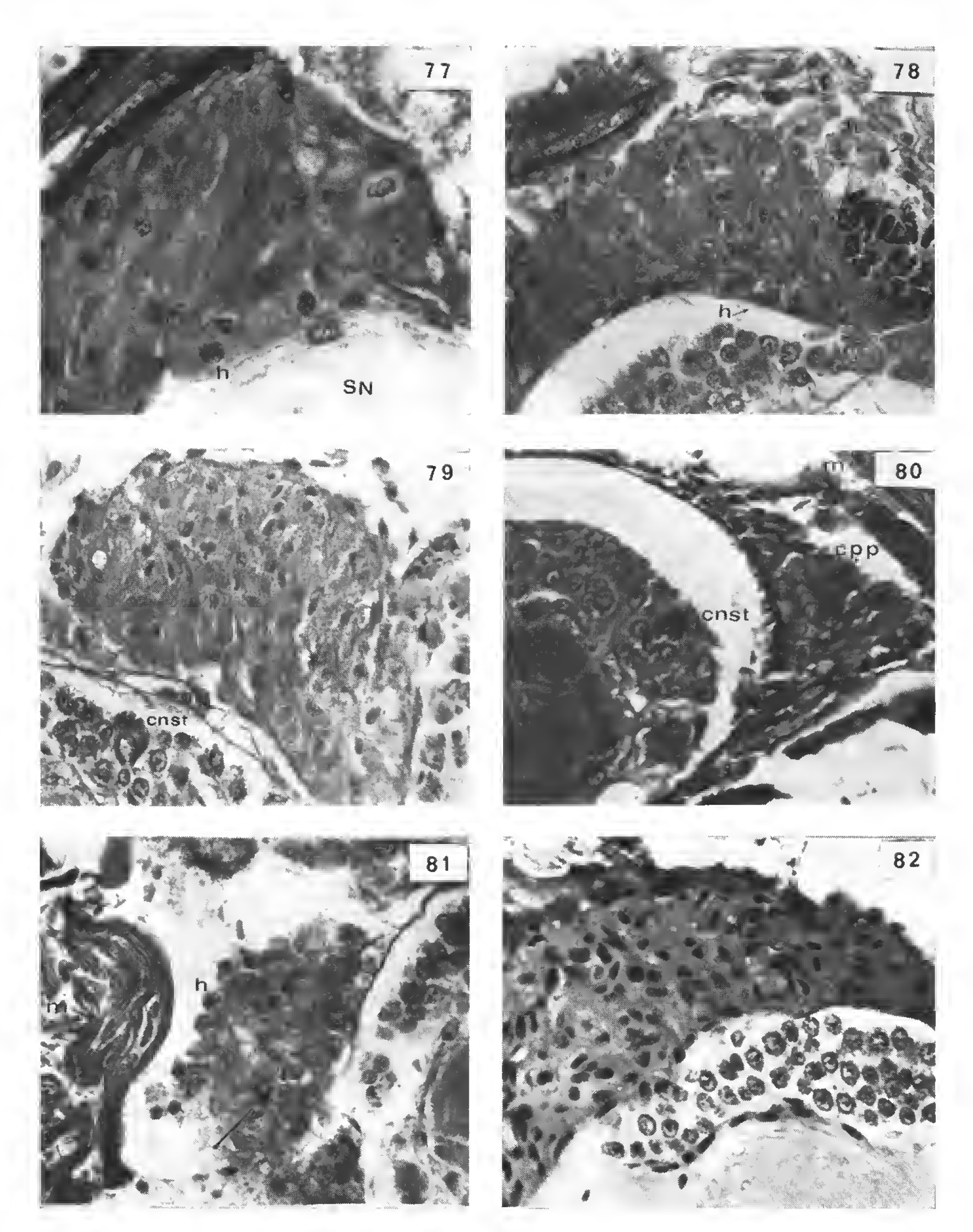


FIG. 77-82. — Corps parapharyngien. 77, 20 jours après le dernier repas, azan ; 78, 2e jour de paralysie, bleu alcian-trichrome en un temps ; 79, 4e jour de paralysie, même coloration ; 80, 6e jour de paralysie, fuchsine paraldéhyde ; 81, 6e-7e jour de paralysie, bleu alcian-trichrome en un temps ; 82, 9e jour de paralysie, fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine-picro-indigocarmin.

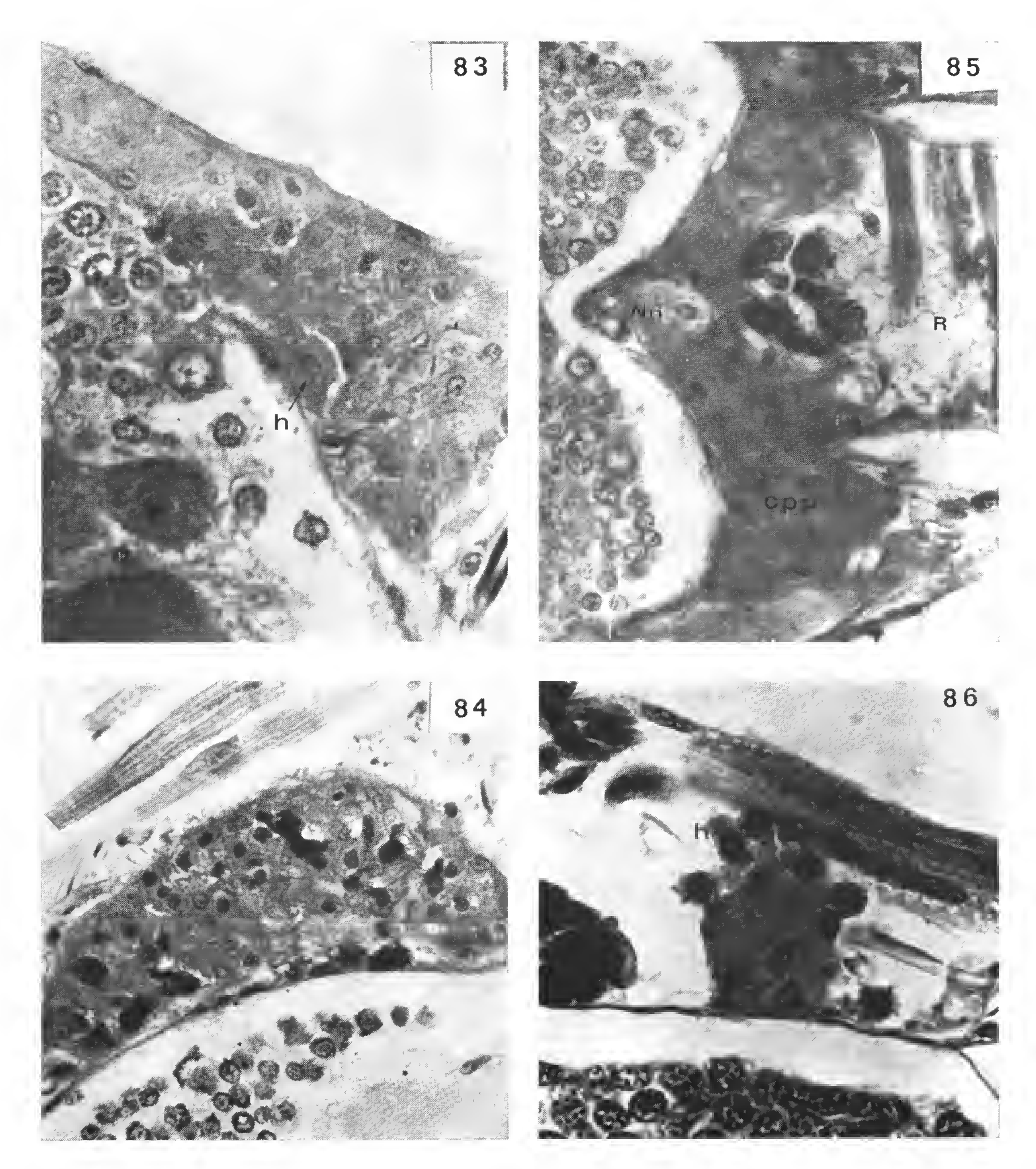


Fig. 83-86. — Corps parapharyngien. 83, 8e-9e jour de paralysie, coupe parasagittale, bleu alcian-trichrome en un temps ; 84, ♀ vierge, période de fécondation, coupe parasagittale, fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine ferrique-picro-indigocarmin ; 85, adulte, période de rétablissement, coupe horizontale, azan ; 86, *Rhacochelifer disjunctus* ♂ avant le dépôt du spermatophore, coupe parasagittale, trichrome en un temps.

Au début de la période de rétablissement (fig. 85), le corps parapharyngien est de nouveau très compact. Les cellules sont étroitement accolées ; le cytoplasme est dense (pas de vacuoles apparentes), les noyaux sont petits, uniformes. Toutes les cellules ont un aspect indifférencié. C'est sous cet aspect qu'il subsiste chez l'adulte.

En résumé, le corps parapharyngien, irrigué par le sinus périneural, traversé de nombreuses trachées, est constitué de plusieurs types de cellules :
— des cellules d'aspect d'abord indifférencié, qui subissent des transformations au cours du cycle d'intermue, se divisent et semblent aboutir à la forme d'hémocytes jeunes ;
— des hémocytes dont le nombre varie aussi au cours du cycle d'intermue et qui sont, soit « jeunes », soit « âgés », c'est-à-dire chargés de granulations.

Les transformations existent aussi pendant les stades d'activité et au cours de la vie adulte mais en nombre très réduit.

c — Colorations signalétiques

Le cytoplasme des cellules en place du corps parapharyngien se colore en bleu par l'azan et le trichrome de Mallory. Ces cellules prennent très vivement le bleu alcian (bleu alcian-trichrome en un temps), mais sont APS—, ce qui révèle la présence de mucopolysaccharides acides. Elles se colorent en rose-rouge lors de la méthode à l'hématoxyline chromique-phloxine. La triple coloration de A. Prenant (variante Gabe) colore en vert pâle le cytoplasme et les sécrétion cyanophiles, alors que les hémocytes circulants qui parviennent au corps parapharyngien par le sinus périneural voient leurs grains de sécrétion érythrophiles colorés en rose par la même méthode. Le trichrome en un temps colore en vert-bleu les cytoplasmes des cellules en place de même que les jeunes hémocytes. La méthode à la fuchsine-paraldéhyde après oxydation préalable ne colore que les fibres conjonctives intercellulaires en violet ; le cytoplasme reste gris pâle.

Les méthodes au trichrome en un temps-bleu alcian, à l'azan de Heidenhain, à la fuchsine-paraldéhyde après oxydation préalable, à l'hématoxyline chromique mettent en évidence au moins deux catégories de cellules nerveuses sécrétrices correspondant probablement à :
— des cellules à sécrétion basophile après oxydation permanganique, se colorant en bleu-noir par l'hématoxyline chromique de la méthode de Gomori, en violet foncé après coloration par la fuchsine-paraldéhyde, en rouge par l'azan et en mauve par le bleu alcian ;
— des cellules à sécrétion acidophile après oxydation permanganique, qui ne prennent ni l'hématoxyline chromique, ni la fuchsine acide mais dont les sécrétions se colorent en bleu par le bleu alcian-trichrome en un temps, et également en bleu par l'azan.

d — Rapports entre corps parapharyngien et hémocytes

Si l'on admet que les hémocytes véhiculent le produit de neurosécrétion, comme certaines images observées sur des animaux fixés quelques heures après le refus de nourriture le laissent supposer (fig. 73), ce produit est certainement transformé avant de parvenir au corps parapharyngien par la voie du sinus périneural.

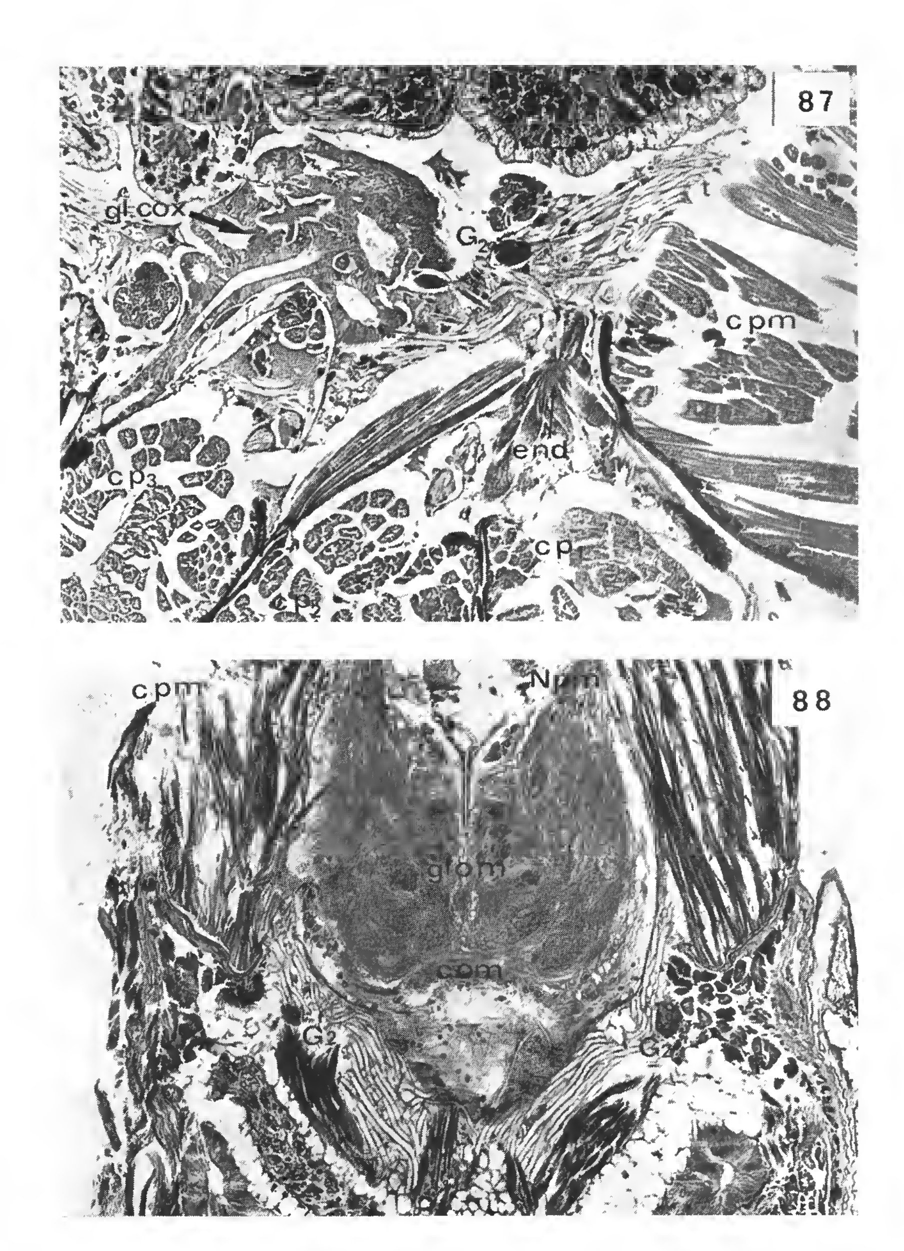


Fig. 87-88. — Glandes rétrocérébrales. 87, coupe parasagittale du céphalothorax, 1er jour de paralysie, fuchsine paraldéhyde-trichrome en un temps ; 88, coupe horizontale du céphalothorax, azan.

e — CONCLUSIONS

L'augmentation de volume du corps parapharyngien, qui débute après le dernier repas et se poursuit jusqu'aux premiers jours de retraite dans le nid, les changements morphologiques des cellules en place, la présence constante pendant la phase d'engourdissement de nombreux hémocytes, particulièrement au moment où ceux-ci vont jouer un rôle prépondérant dans les phénomènes d'histolyse, les mitoses nombreuses dans le corps parapharyngien, leur absence chez les hémocytes libres ainsi qu'au niveau du cœur ou d'autres organes qui auraient pu jouer le rôle d'organes hématopoïétiques (tel que le pourtour du tronc des trachées dans les coxae des pattes-mâchoires), l'ensemble de ces arguments nous conduit à considérer le corps parapharyngien comme l'organe hématopoïétique probable des Pseudoscorpions. Cette interprétation est renforcée par le fait que le corps parapharyngien est traversé par plusieurs trachées qui suivent l'œsophage dans la traversée du système nerveux. Nous n'excluons pas son rôle possible dans les phénomènes de la mue, puisque les hémocytes semblent jouer le rôle de transporteurs et de transformateurs du produit sécrété par les cellules neurosécrétrices.

7. Glandes rétrocérébrales

Les glandes rétrocérébrales que nous avons rapportées à des ganglions sympathiques modifiés appartenant à la chaîne latérale sympathique, sont situées dans l'enchevêtrement des trachées, à l'arrière de la masse nerveuse, près des endosternites antérieurs, au niveau des hanches de la première paire de pattes ambulatoires (fig. 87, 88, 89, G_2). Leur position et même leur innervation (en particulier la longueur des nerfs) varient légèrement d'un individu à l'autre et même d'un côté à l'autre mais l'association glandes-trachées-lacune sanguine est par contre constante. Nous avons vu qu'il nous était actuellement impossible de préciser l'origine exacte des fibres qui les desservent et que nous admettions provisoirement qu'elles pouvaient provenir en totalité ou en partie des périkaryones neurosécréteurs protocérébraux latéraux et des périkaryones des ganglions des pédipalpes ou des chélicères.

Nous avons précédemment (1971) signalé l'existence de périodes d'accumulation du matériel de neurosécrétion à deux moments de la vie du Pseudoscorpion :

— chez le *Neobisium* ♀ peu avant la fécondation (fig. 90 : mns) ;

— chez la tritonymphe de *Neobisium*, au cours de la période de paralysie précédant la dernière exuviation (fig. 95, 96).

Nous avons retrouvé une autre époque d'accumulation ; elle se situe soit au début de la période d'engourdissement, 24 heures après le refus de nourriture, soit à la fin de la même période, c'est-à-dire vingt jours après le refus de nourriture (fig. 92 : mns).

Les difficultés d'observation et de formulation de conclusions précises sont les conséquences de la variabilité de la durée des périodes de l'intermue.

Quelques résultats préliminaires peuvent cependant être pris en considération :

— la glande G_1 qui chez les nymphes est réduite à une cellule, peut chez l'adulte comporter cinq à six cellules (fig. 97) ;

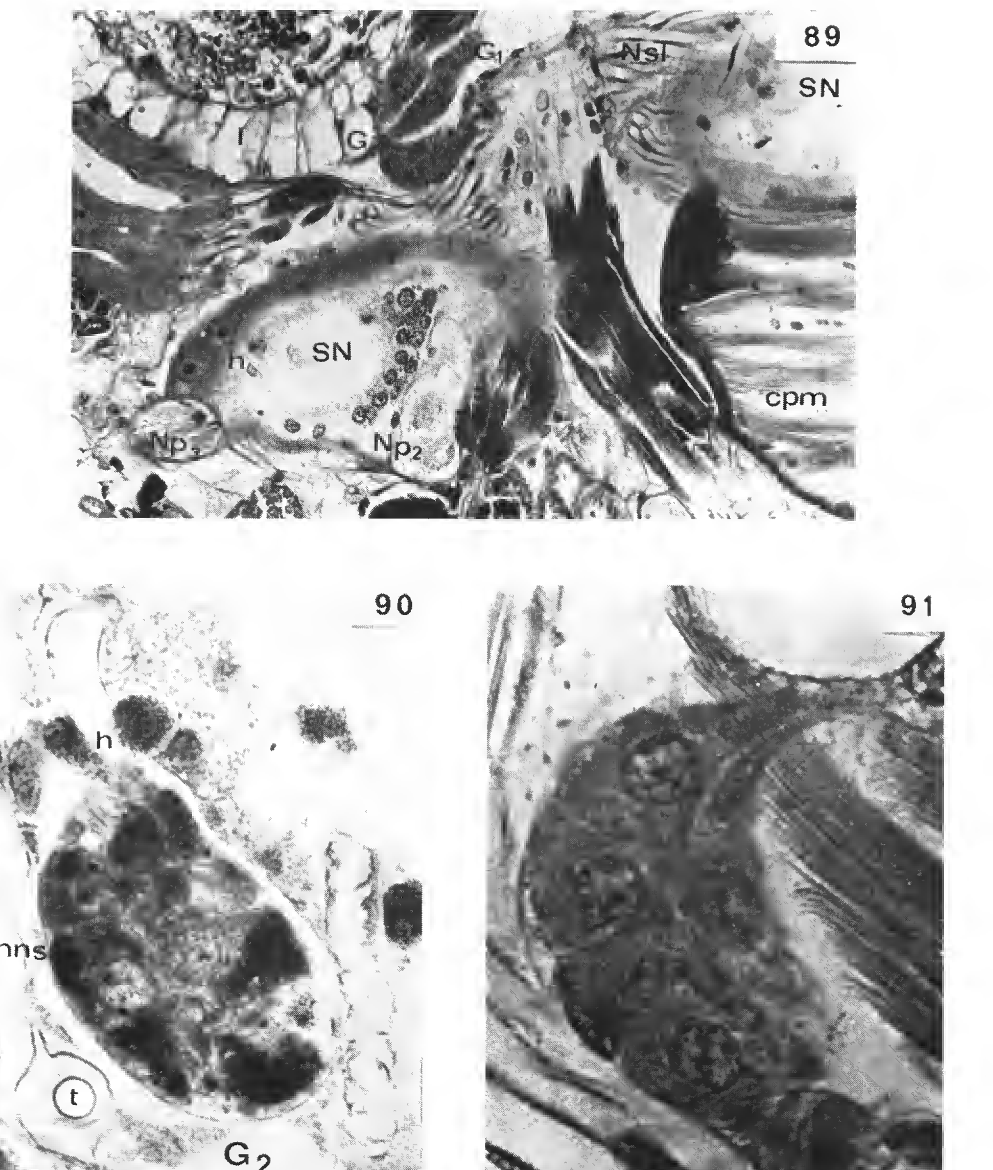


Fig. 89-91. — Glandes rétrocérébrales, azan. 89, coupe parasagittale du céphalothorax, 5 jours après le refus de nourriture ; 90, ♀ vierge, période de fécondation ; 91, période d'engourdissement, 5 jours après le refus de nourriture.

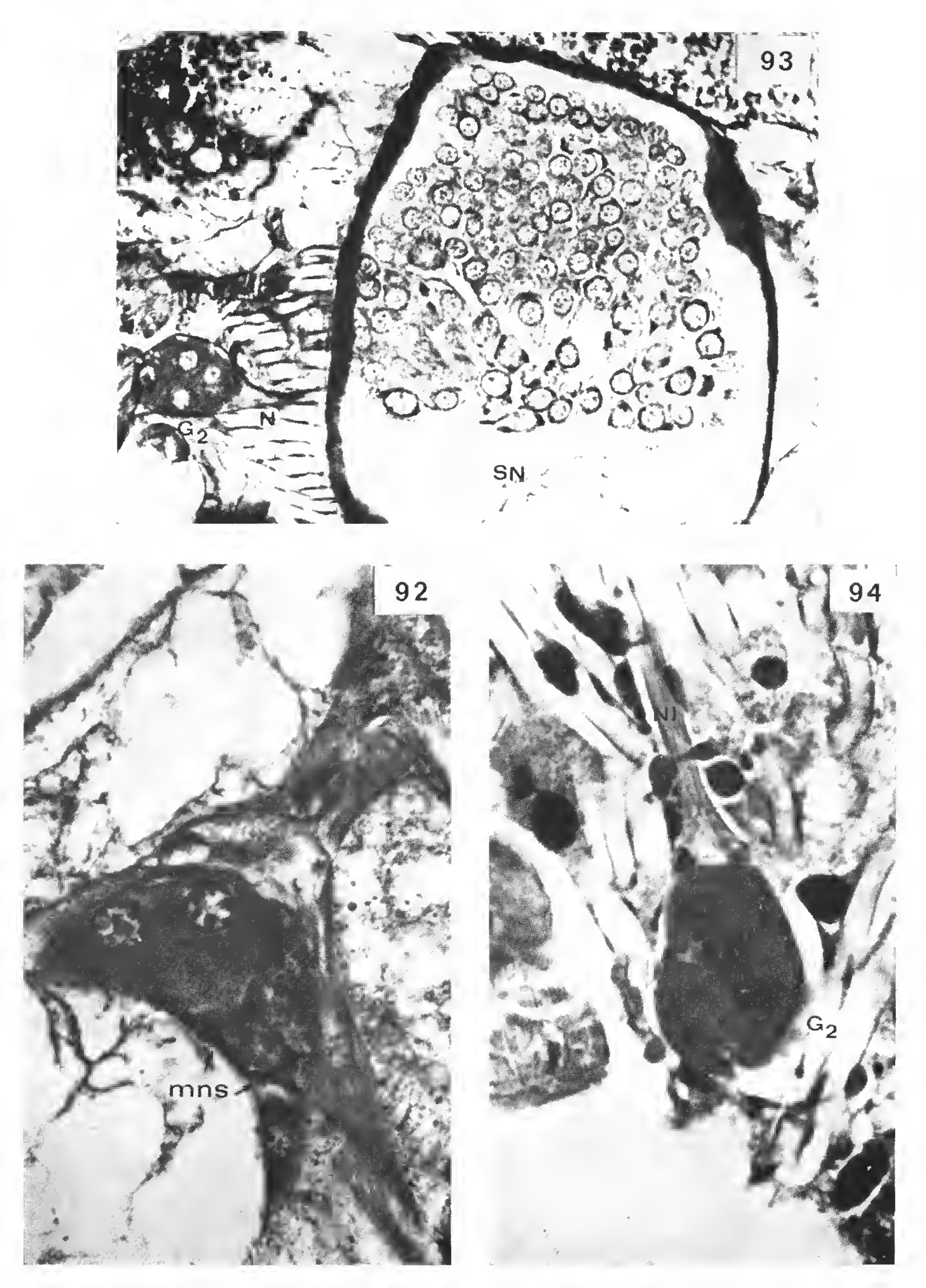


FIG. 92-94. — Glandes rétrocérébrales, période d'engourdissement. 92, 5 jours après le refus de nourriture, azan ; 93, 20 jours après le refus de nourriture, azan ; 94, 20 jours après le refus de nourriture, fuchsine paraldéhyde-trichrome en un temps.

— les glandes ne dégénèrent pas chez l'adulte ;

— le cheminement du matériel de neurosécrétion le long du nerf sympathique et son accumulation dans les glandes rétrocérébrales G_1 et G_2 s'effectuent en même temps (ou plus

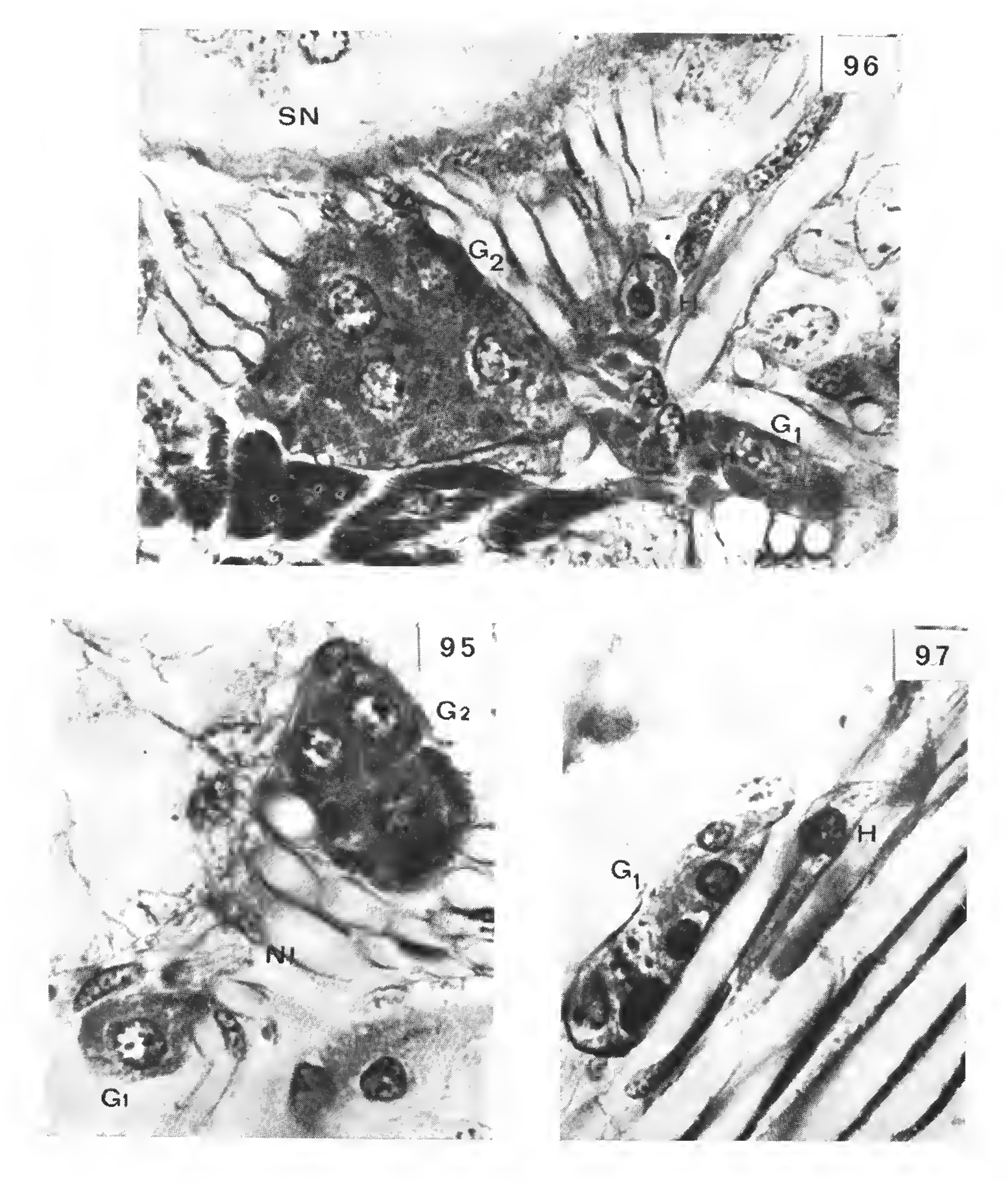


Fig. 95-97. — Glandes rétrocérébrales. 95, 2e jour de paralysie, trichrome de Mallory ; 96, 4e jour de paralysie, bleu alcian-trichrome en un temps ; 97, début de la période de rétablissement : la glande G_1 est à sa taille maximale.

sûrement tout de suite après) que la décharge de certaines cellules neurosécrétrices et que l'accumulation de gros granules dans les plaques paraganglionnaires, simultanément aussi à la multiplication des hémocytes.

En conclusion, bien que le nombre des techniques de coloration que nous avons utilisées soit insuffisant et doive être accru, nous croyons pouvoir dire que les glandes rétrocérébrales n'accumulent pas l'ensemble du matériel de neurosécrétion. Il existe au moins deux catégories de cellules neurosécrétrices et les glandes ne reçoivent que le matériel non-fuchsinophile et ne prenant pas l'hématoxyline chromique de la méthode de Gomori. Le matériel glandulaire se colore en rouge par l'azocarmin de l'azan (fig. 97) et en mauve lors de la coloration bleu alcian-trichrome en un temps (fig. 95).

8. **Système neurosécréteur des Pseudoscorpions**

La synthèse de C. Juberthie et P. Cassagnau (1971) sur l'évolution du système neurosécréteur chez les Insectes rend évidents certains rapprochements :

Les plaques paraganglionnaires des Pseudoscorpions comme celles des autres Arachnides sont des organes neurohémaux de stockage d'un type simple, comparables aux *corpora cardiaca* primitifs de certains groupes d'Insectes.

Les glandes rétrocérébrales doivent être comparées aux corps allates. Une alternative est à envisager : la parité des glandes rétrocérébrales n'a-t-elle qu'un intérêt anatomique, n'est-elle que le reliquat d'un phénomène de condensation inachevé au niveau du système sympathique ou implique-t-elle des différences physiologiques ?

C. Juberthie et P. Cassagnau montrent que, chez les Insectes, l'innervation des corps allates originellement sous-œsophagienne devient secondairement cérébrale, soit en partie, soit en totalité. Il semble que chez les Pseudoscorpions, l'innervation des glandes rétrocérébrales soit mixte (des réserves sont à exprimer pour l'innervation cérébrale). Le problème reste posé de l'origine et du sens de l'influx nerveux dans les nerfs sympathique latéral (Nsl) ou interganglionnaire (NI) ; il est fondamental pour la description des arcs neuro-endocrines et la discrimination des stimuli externes ou internes intervenant dans le fonctionnement des glandes rétrocérébrales.

III. APPAREIL DIGESTIF ET NUTRITION

Carnivores prédateurs, les Pseudoscorpions se nourrissent de petites proies diverses, dont la taille n'excède en général pas la leur : Collemboles, Psocides, jeunes Araignées, Acariens, Phalangides, larves d'Insectes ou Insectes de petite taille. En captivité, le cannibalisme se manifeste en l'absence de proies habituelles. Les trichobothries réparties sur les doigts des pattes-mâchoires permettent au Pseudoscorpion de déceler la présence de la proie en mouvement. L'attaque du Pseudoscorpion est rapide ; la proie, saisie par les pinces, est plus ou moins anesthésiée (certains Pseudoscorpions ne possèdent pas de glandes à venin dans les doigts ou possèdent des glandes réduites), puis portée aux chélicères — pinces diversement développées suivant les familles — qui s'en emparent (fig. 98, 99), perforant la chitine.



Fig. 98-99. — Préhension de la proie chez *Titanatemnus gigas* (Atemnidae) ; les chélicères perforent les téguments d'un Psocide : *Pachyproctes dichromoscelis* Badonnel.

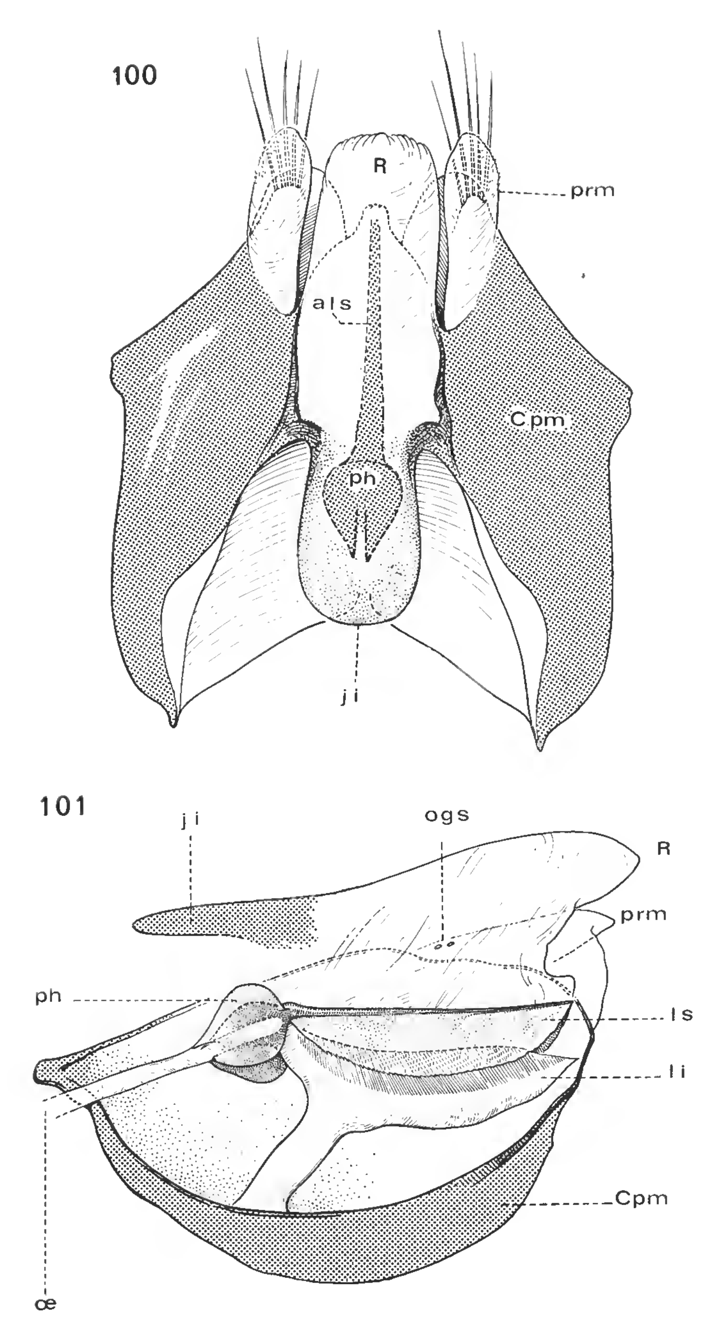


Fig. 100-101. — Pièces buccales (sauf les chélicères) après passage à la potasse, le bouclier céphalothoracique étant enlevé. 100, vue dorsale ; 101, vue de profil (hanche de la patte-mâchoire droite enlevée).

De nombreux auteurs ont observé et décrit l'appareil digestif et l'acte de nutrition chez les Pseudoscorpions ; nous ne citerons que les principaux : A. Kästner (1931), J. C. Chamberlin (1931), E. Schlottke (1933), M. Vachon (1934, 1951, 1966), R. E. Snodgrass (1948), O. Gilbert (1951). L'ensemble des connaissances acquises est important ; il résulte surtout de l'observation du Pseudoscorpion pendant l'acte de nutrition et aussi de l'étude de l'agencement des différentes pièces buccales ; celle-ci a permis à M. Vachon de définir le trajet des substances aspirées, du suc digestif sécrété et de la masse de rebut. Bon nombre de points restent à élucider. Nous avons eu recours, après J. P. Schtschelkanowzeff (1903), à l'anatomie interne pour étudier les pièces buccales et essayer de comprendre leur rôle. Des coupes transversales et horizontales à différents niveaux de la partie antérieure du corps nous ont permis de mieux comprendre les rapports des parties constituantes.

A. — Morphologie et topographie des pièces buccales

Toute la région antérieure du corps constitue un complexe prébuccal (fig. 100, 101) permettant la transformation et l'acheminement des particules alimentaires jusqu'à la vraie bouche, située à la base des hanches des pattes-mâchoires, à l'ouverture du pharynx, et formée par l'union des lèvres supérieures avec les faces latérales de la lèvre inférieure (fig. 101). A ce complexe fait suite le pharynx, puis l'œsophage qui traverse la masse nerveuse céphalothoracique, l'intestin moyen multilobé, l'intestin postérieur renflé dans sa partie distale en une poche cloacale. L'anus est terminal ou subterminal.

Le complexe prébuccal peut être divisé en trois parties :

— **La région antérieure**, délimitée par le rostre, les chélicères et les lames maxillaires (fig. 100, 101, 102, 106). En avant, le rostre déborde les hanches des pattes-mâchoires ; il est surmonté par les chélicères. Rostre et chélicères laissent entre eux un espace, appelé par M. Vachon conduit rostro-chélicérien (fig. 106 : crc), qui se continue, de part et d'autre du rostre, ventralement, par les conduits rostro-maxillaires (fig. 107, 108 : crm). Les serrules interne (si) et externe (se), mobiles, assurent l'étanchéité du système (fig. 106).

— **Les régions médiane et postérieure de l'atrium prébuccal,** limitées par les faces internes des maxilles et les lèvres supérieures et inférieure du rostre (fig. 103, 104, 108). Les conduits rostro-maxillaires ont pour limites les faces molles internes des maxilles, tapissées d'écailles porteuses de fins spicules.

Le rostre se divise ventralement en deux lames : les lèvres supérieures (ls), qui enveloppent la lèvre inférieure impaire (li), en forme de V renversé, à arête tranchante. Le repli interne du rostre est supporté par une arête dure qui est un prolongement du pharynx (fig. 101). Cette arête sert de « squelette » à la lèvre inférieure au repos. Les faces externes des lèvres supérieures, opposées aux faces internes maxillaires, portent des peignes de longs et fins spicules régulièrement disposés (fig. 109) qui pourraient filtrer et retenir les particules alimentaires. Les faces internes des lèvres supérieures et les deux faces de la lèvre inférieure sont finement striées. Chaque plan porte ainsi plus de cent fines stries parallèles (fig. 109, 110, 113, 114).

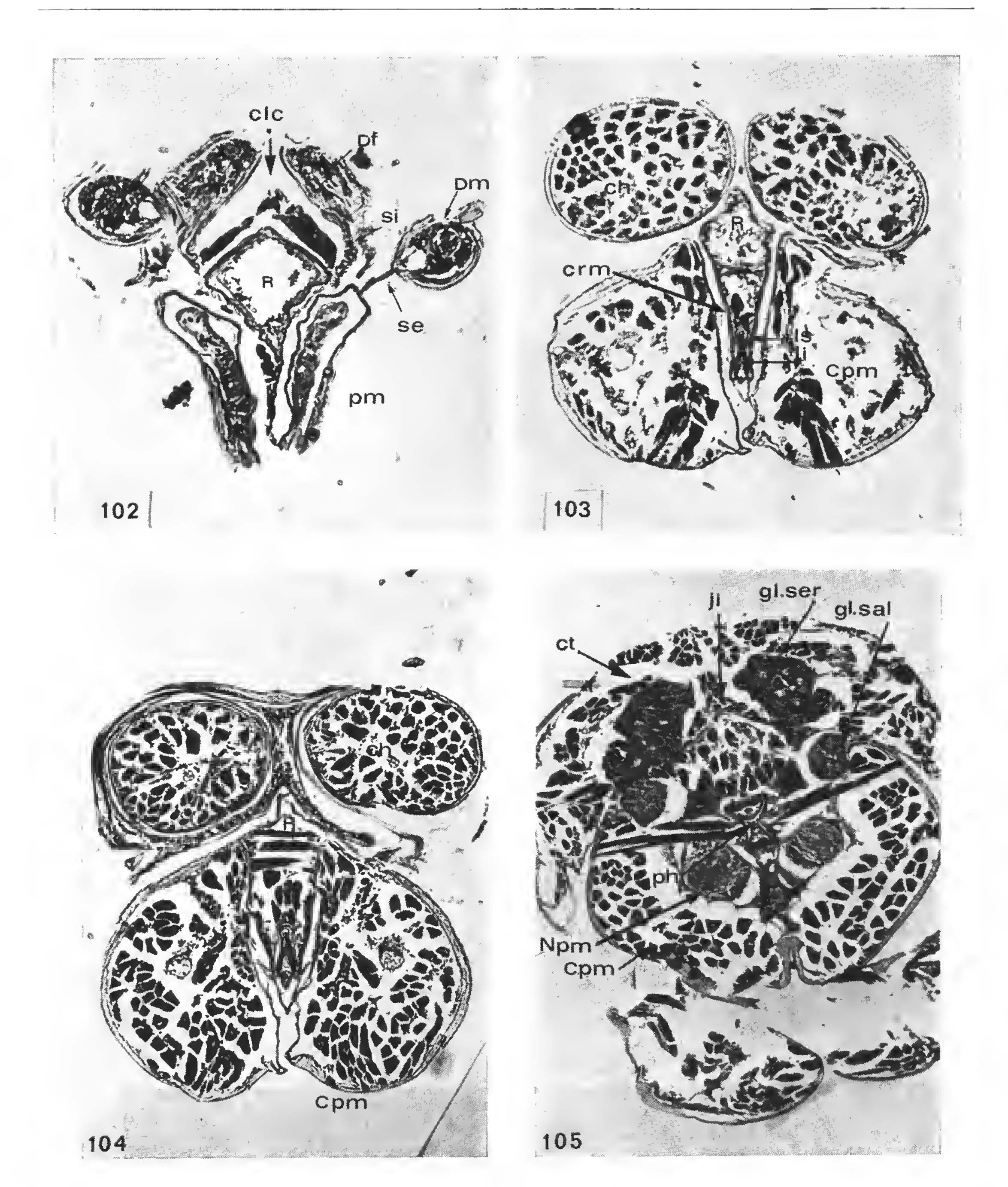


Fig. 102-105. — Agencement des pièces buccales, coupes transversales du céphalothorax de *Roncus alpinus* (Neobisiidae). 102, niveau du conduit rostro-chélicérien ; 103-104, niveau du conduit rostro-maxillaire ; 105, niveau du pharynx.

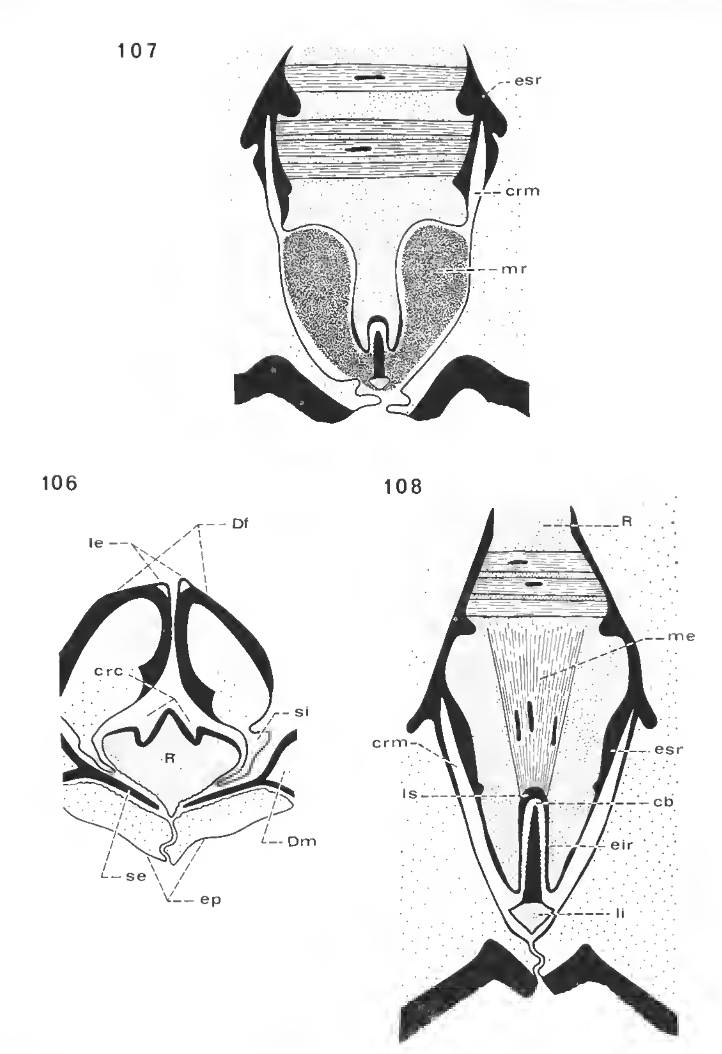


Fig. 106-108. — Agencement des pièces buccales. Coupes transversales du céphalothorax d'*Allochernes italicus* (d'après M. Vachon, 1934). 106, niveau des chélicères ; 107, niveau antérieur des lèvres avant l'éjection de la masse de rebut ; 108, niveau prépharyngien.

La musculature du rostre varie de l'avant vers l'arrière : il n'y a aucune musculature rostrale avant le niveau de la différenciation ventrale en lèvres supérieures ; à ce niveau, s'insèrent des muscles constricteurs qui se retrouvent sur plusieurs coupes de plus en plus ventralement, puis dorsalement, au niveau de la partie fixe du rostre (fig. 107, 108). Leur contraction doit faire progresser les particules alimentaires. Les lèvres supérieures sont mues principalement par la contraction d'un puissant faisceau élévateur (fig. 108, 113, 114 : me) qui s'insère obliquement, d'une part sur l'axe « squelettique » impair des lèvres supérieures, et d'autre part sur la « joue » intermaxillaire (fig. 113 : ji) ; la charnière sque-

lettique dure est le prolongement d'un point fixe, le pharynx. Quand les muscles se contractent, les lèvres supérieures effectuent un mouvement de rotation autour d'un axe passant par le pharynx ; ainsi, les plans striés (fig. 109) des lèvres supérieures glissent sur les plans striés de la lèvre inférieure et peuvent donc exercer un broyage des particules alimentaires passées et retenues par le filtre (fig. 112) des faces maxillaires et des faces externes des lèvres supérieures (fig. 116, 120).

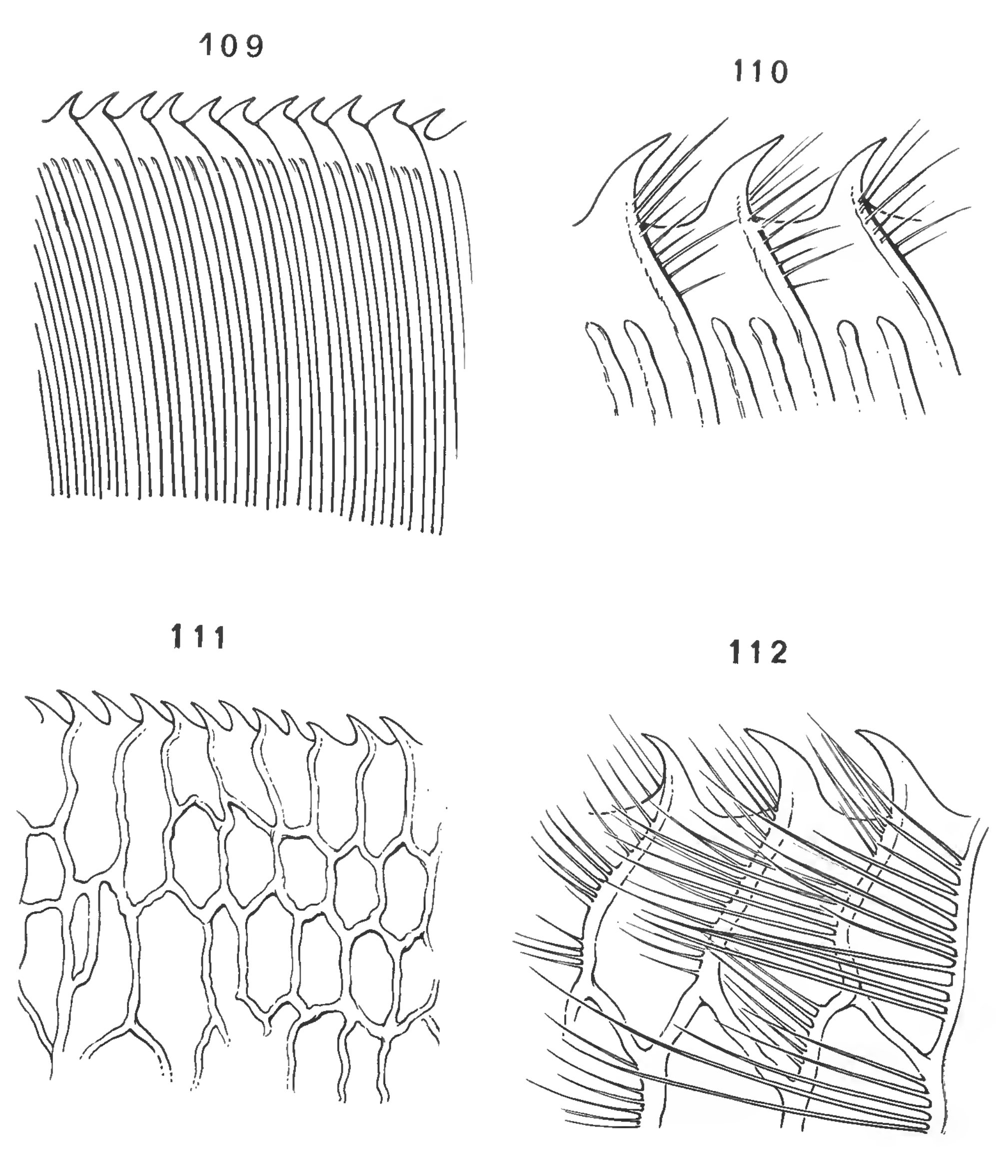


Fig. 109-112. — Structure des faces internes et externe des lèvres supérieures du rostre. 109, face interne striée ; 110, détail ; 111-112, face externe à « spicules ».

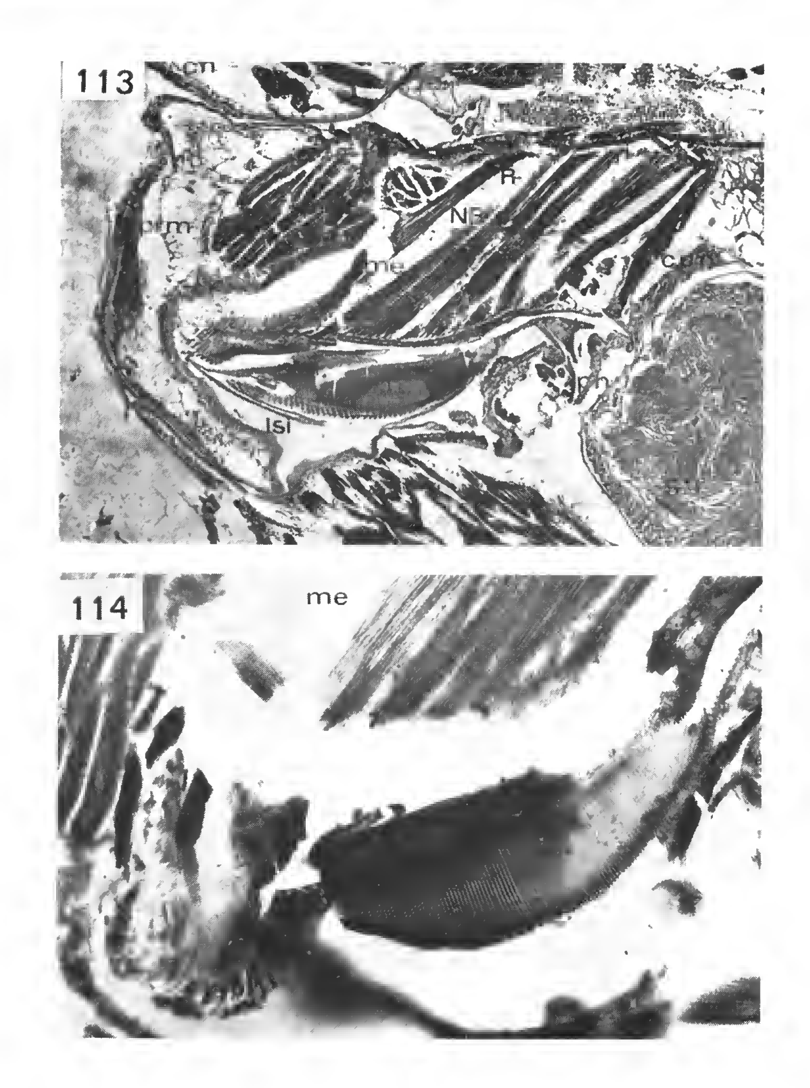


Fig. 113-114. — Pièces buccales, coupes parasagittales.
114, face interne striée des lèvres supérieures et face externe à « spicules ».

Après passage entre les lèvres supérieures et inférieure, les particules alimentaires parviennent au pharynx. Différents auteurs ont décrit le jeu des muscles attachés aux parois du pharynx (ph) : muscles constricteurs circulaires, muscles dilatateurs latéraux (attachés à la paroi externe des hanches des pattes-mâchoires), muscle dilatateur supérieur attaché à la « joue » intermaxillaire (fig. 105 : ji).

Le rôle aspirateur du pharynx est admis par tous les auteurs, mais le rostre joue également un rôle actif dans l'aspiration des aliments : les coupes en séries montrent que le pharynx est toujours contracté quand les lèvres supérieures sont relevées. L'aspiration

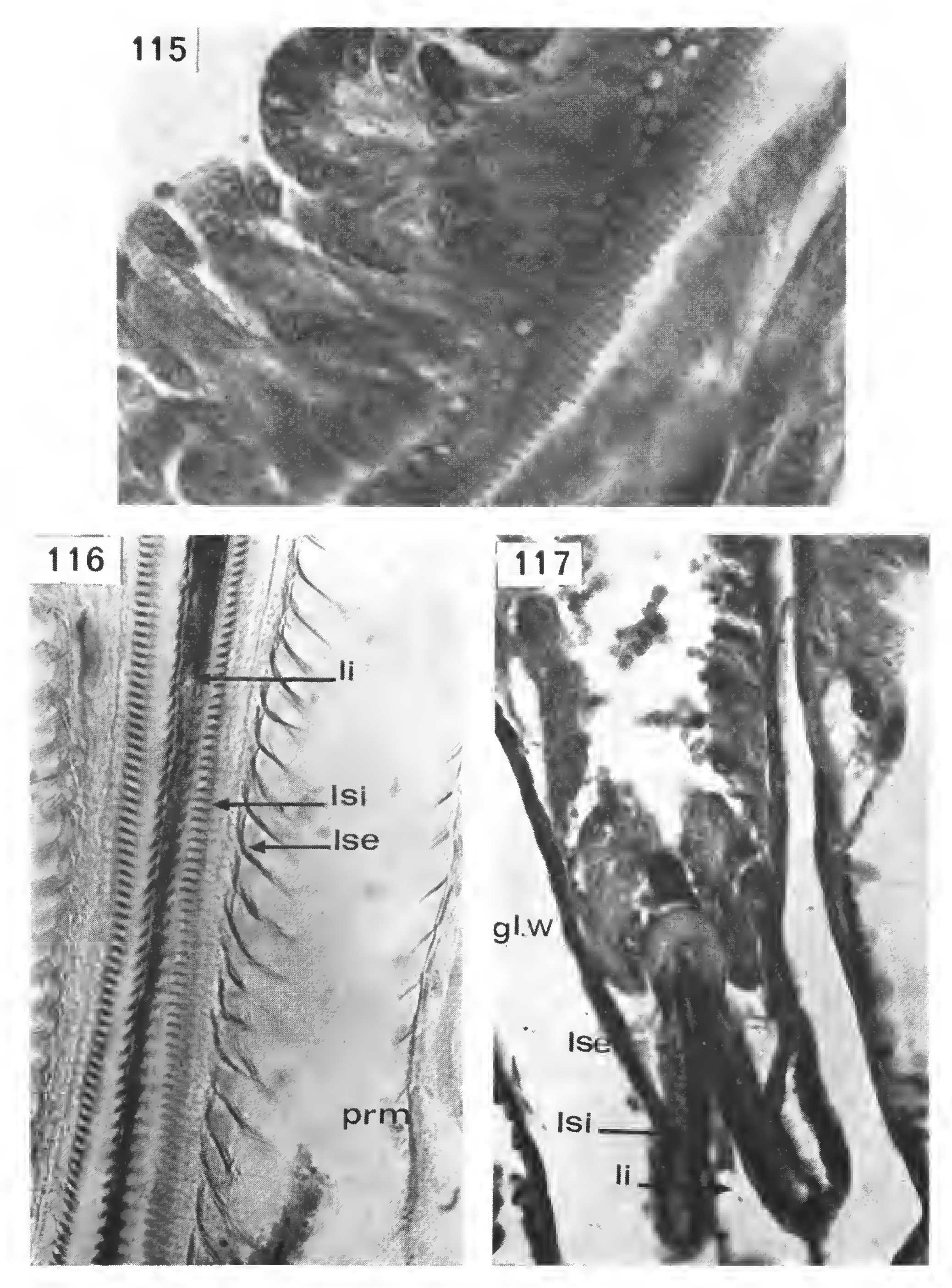


Fig. 115-117. — Pièces buccales. 115, glandes acineuses de Wasmann, coupe parasagittale, trichrome en un temps ; 116-117, agencement des lèvres supérieures et inférieure : coupe horizontale (116), coupe transversale, trichrome en un temps (117).

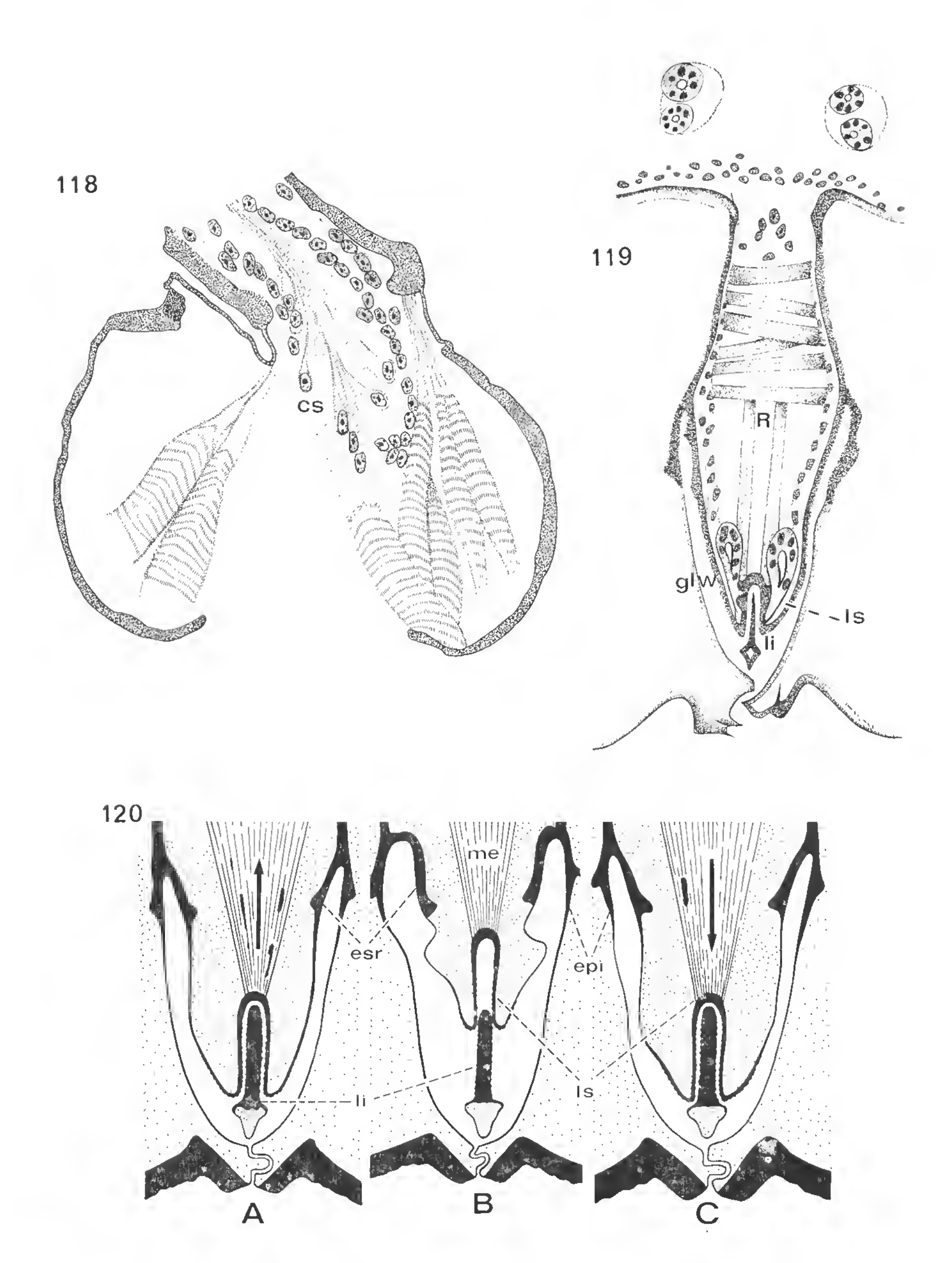


Fig. 118-120. — 118, chélicère de Pseudoscorpion (d'après J. P. Schtschelkanowzeff, 1903), cellules bipolaires sensorielles innervant la serrule externe ; 119, coupe transversale du rostre (d'après J. P. Schtschelkanowzeff, 1903) ; 120, coupe transversale schématique (d'après M. Vachon, 1934) : A, début de l'aspiration ; B, fin de l'aspiration ; C, après l'aspiration.

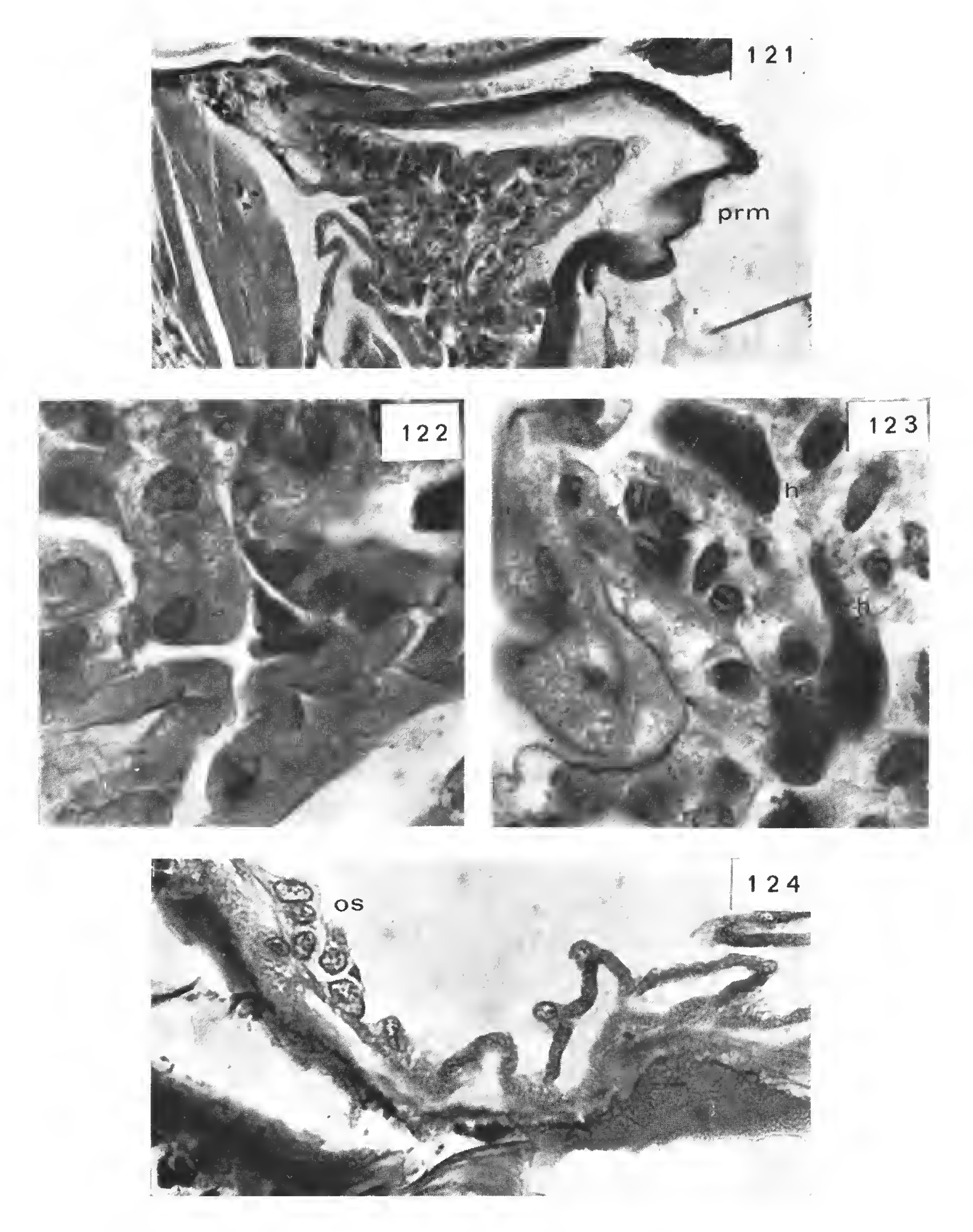


Fig. 121-124. — Processus maxillaires, coupes longitudinales. 121, période d'activité, fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine ferrique-picro-indigocarmin ; 122, 123, détails ; 124, période d'engourdissement, azan.

est donc la résultante de la contraction simultanée du muscle élévateur oblique latéral et des muscles pharyngiens dilatateurs (M. VACHON, 1934).

Ce sont les muscles transversaux du rostre, attachés aux épaississements du tégument au fond des sillons labraux, qui font progresser les aliments ; leur contraction amène l'augmentation du volume de l'atrium prébuccal : il y a aspiration (fig. 103, 107).

Lors de l'aspiration dans l'atrium prébuccal, les faces internes des maxilles deviennent turgescentes et les conduits rostro-maxillaires virtuels. La turgescence des lobes maxillaires, à tégument souple, est rendue possible par la structure différenciée de l'hypoderme à ce niveau (fig. 121, 123), et par le rôle de la pression sanguine. Quand le Pseudoscorpion ne s'alimente pas (c'est-à-dire pendant la diapause hivernale ou la période d'engourdissement précédant la mue), les lobes maxillaires sont tapissés par de nombreux replis hypodermiques de cellules plates qui semblent posséder un plateau strié (fig. 122) ; quand l'animal s'alimente, l'aspect des replis tégumentaires change totalement ; les cellules augmentent considérablement de volume et des leucocytes granuleux (h) se localisent à leur niveau (fig. 121, 123, 124). L'hypothèse d'une absorption au niveau des lobes maxillaires n'est, à notre avis, pas à exclure et l'étude de la structure fine du tissu hypodermique en période d'activité et en période de repos se révèle nécessaire.

Le cheminement des aliments se fait rythmiquement ; une aspiration terminée, le pharynx se contracte ; les lèvres supérieures s'abaissent.

Le passage des aliments du pharynx dans l'œsophage est assuré par la succession des contractions des différents types de muscles insérés sur le pharynx.

En conclusion, les pièces buccales qui interviennent dans la préhension de la proie et la formation d'un atrium prébuccal sont :

— en avant du corps : les chélicères, le rostre, les lames maxillaires (fig. 102) ;
— en arrière : l'atrium buccal constitué par les faces internes des maxilles et le rostre différencié en lèvres supérieures et en lèvre inférieure (fig. 103, 104).
L'atrium se ferme quand le rostre repose directement sur les maxilles.

B. — Chélicères

Les chélicères sont des pinces insérées à l'avant du céphalothorax. Un rôle prépondérant leur est attribué lors des phénomènes de nutrition. Leur anatomie et leur histologie sont pourtant fort mal connues.

1. **Morphologie**

a — Articulation de la chélicère sur le céphalothorax

Elle est plus ou moins spécialisée selon les familles considérées. Chez les Chthoniidea, elle est des plus simples : une membrane souple relie la chélicère au céphalothorax ; il n'y a pas de condyle d'articulation. L'extrusion de la chélicère dépend donc de la pression sanguine ; sa rétraction et ses mouvements résultent du jeu de quatre groupes de muscles, deux séries dans la main provoquant les mouvements du doigt mobile, les deux autres dans le céphalothorax assurant les mouvements de l'ensemble de la pince.

Chez les Neobisioidea et les Garypoidea, la chélicère peut pivoter sur un condyle antéro-latéral qui proviendrait, d'après J. C. CHAMBERLIN (1931), du céphalothorax, alors que chez les Cheliferidae et les Chernetidae, le condyle antéro-latéral serait issu de la membrane « conjonctive » antérieure du céphalothorax. Quoi qu'il en soit, la chélicère peut toujours effectuer un mouvement de rotation.

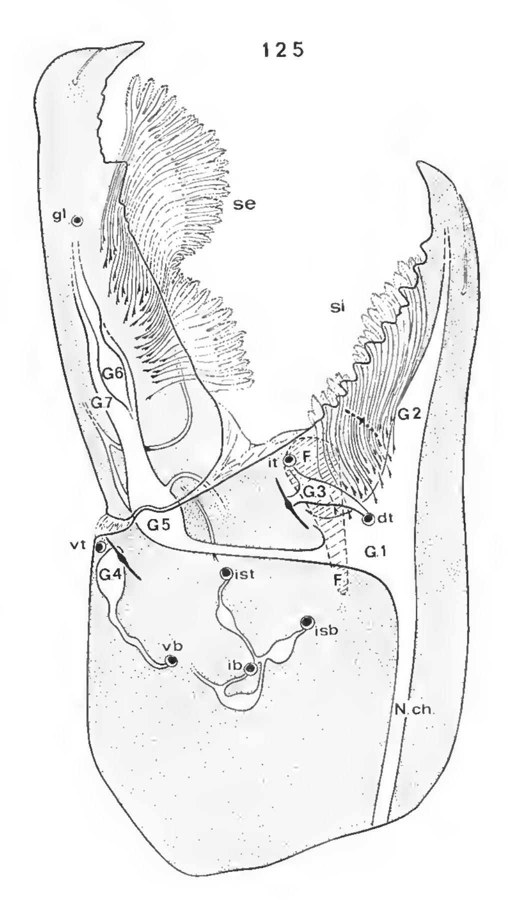


FIG. 125. — Plan d'innervation de la chélicère. Le flagelle est figuré schématiquement en pointillés ; les soies sont nommées suivant la nomenclature de M. VACHON : vt, vb, soies ventrale terminale, ventrale basale ; it, ist, isb, ib, soies internes terminale, subterminale, subbasale, basale ; gl, soie galéale ; n.ch., branche dorsale du nerf chélicérien ; G_1, ganglion principal de l'organe sensoriel de la serrule interne (si) ; G_2, G_3, G_4, ganglions secondaires ; G_5, G_6, G_7, renflements ganglionnaires composés en grande partie par les cellules sensorielles innervant la serrule externe (se).

b — ORIENTATION DE LA CHÉLICÈRE

La face externe de la chélicère porte les soies ; la face interne le flagellum et les insertions des serrules. Le doigt mobile est ventral (fig. 125).

c — ARTICULATION DU DOIGT MOBILE

Deux condyles, l'un interne, l'autre externe, déterminent l'axe de rotation du doigt.

d — Position de la chélicère pendant l'acte de nutrition (fig. 99)

Les doigts fixes, accolés, pénètrent dans la proie qu'ils blessent. Les doigts mobiles, ventraux, la maintiennent seulement (M. Vachon, 1932).

e — Serrules

Les serrules sont de fines expansions transparentes de chitine souple, insérées sur les faces internes de chaque doigt des chélicères ; elles sont en général découpées en lames dentées (fig. 125), sauf chez les Garypoidea, les Cheliferidea et les Feaellidae chez lesquels la serrule du doigt fixe prend la forme d'un « velum » ondulant. Les diverses iconographies représentent le plus souvent des « lignes » ou des « canaux » dans chaque lamelle de la serrule des doigts. Deux interprétations résultant de deux modes d'observation différents en ont été données :

J. P. Schtschelkanowzeff (1903), après une étude histologique, donne des dessins figurant des neurones ganglionnaires et leurs prolongements proches des renflements distaux des « canaux » serruléens (fig. 118). Il représente un ganglion chélicérien issu du nerf chélicérien.

M. Vachon (1951, 1966), après une étude de morphologie externe sur des chélicères montées dans la gomme au chloral, décrit des conduits serruléens creux, élargis proximalement.

Afin de déterminer la nature réelle des serrules et de leurs tubules, une étude de l'innervation et de l'histologie des chélicères a été entreprise.

2. Méthodes histologiques

Les techniques employées ont été les suivantes : méthodes générales (triple coloration de A. Prenant modifiée par M. Gabe, azan, trichrome en un temps) ; imprégnation des neurofibrilles par le nitrate d'argent (technique de Holmes modifiée) ; coloration vitale par le bleu de méthylène (méthode de G. Richard).

3. Plan d'innervation. Les serrules, organes sensoriels

Le plan d'innervation varie suivant les familles (le plan d'innervation d'un *Roncus* est différent de celui d'un *Neobisium*).

Chez *Neobisium caporiaccoi* (fig. 125), le nerf chélicérien dorsal se divise à la base de la main en deux branches : une branche motrice innervant les muscles, une branche sensitive qui se divise à son tour pour donner :

— Une branche dorsale (N.ch) desservant le doigt fixe ; deux ganglions lui sont rattachés ; le plus volumineux (G_1) comprend une quarantaine de noyaux appartenant à des cellules bipolaires, dont le prolongement distal s'amincit avant de pénétrer dans les « canaux » serruléens. Chaque lamelle est ainsi desservie par une fibre nerveuse. Le velum des *Rhacochelifer maculatus* (Cheliferidae) est lui aussi innervé par une dizaine de fibres (fig. 133) ; les noyaux du deuxième ganglion (G_2) s'étagent dans la partie distale du doigt fixe.

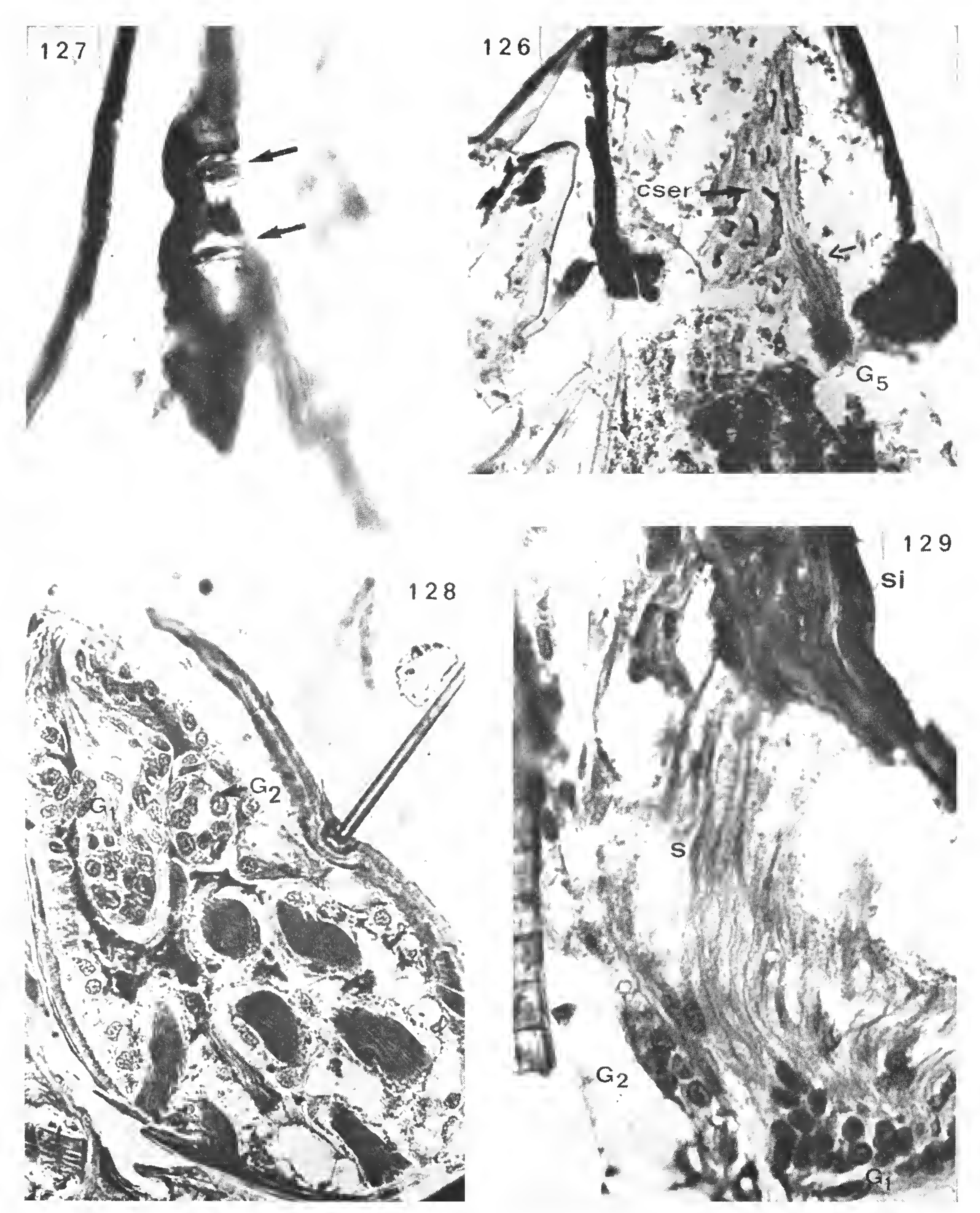


FIG. 126-129. — Chélicère. 126, base du doigt mobile, imprégnation argentique ; 127, base mamelonnée du flagelle, fuchsine paraldéhyde, les flèches indiquent l'innervation des soies ; 128, coupe longitudinale, innervation d'une soie et position réciproque des ganglions G_1 et G_2 ; 129, détail de l'élément sensoriel principal de la serrule interne (si) ; le « stift » (S) est visible.

— Une branche verticale qui traverse la main et se rend au doigt mobile. Trois ganglions au moins lui sont rattachés (G_5, G_6, G_7) ; il y a en outre un petit ganglion (G_4) ne comprenant que quelques noyaux à la base de la soie (vt) et de la lyrifissure ventrale externe mais son rattachement au nerf vertical est douteux. L'un des trois ganglions principaux est situé au niveau de l'articulation du doigt mobile sur la main ; les deux autres sont superposés dans le tiers basal du doigt. Ces trois ganglions : G_5, G_6, G_7 ne sont pas toujours nettement individualisés ; les fibres qui en sont issues desservent chaque lamelle serruléenne et la soie galéale (gl).

Les lamelles tégumentaires souples sont finement digitées, au moins distalement (fig. 125, 134) ; chaque lamelle reçoit la terminaison sensitive d'un neurone faisant partie d'un ganglion du nerf chélicérien (fig. 129). Les parties distales des axones des cellules sensorielles sont engainées dans des tubes tégumentaires « durs », résistant à la potasse. Ce sont ces tubules, rejetés lors de l'exuviation (fig. 130), qui ont été reproduits dans les diverses iconographies de chélicères et qui ont été interprétés comme les canaux distaux des glandes chélicériennes. Leur partie proximale, élargie, correspond au « stift » (fig. 129 : S) de nombreux organes sensoriels. L'ultrastructure de la partie distale tubulaire apportera d'utiles comparaisons avec les organes sensoriels déjà connus d'Invertébrés.

Nous pouvons donc considérer les serrules externe et interne et les ganglions qui les desservent comme deux organes sensoriels. Quelle est la nature de ces organes ? Seule l'étude physiologique permettrait de résoudre le problème, l'anatomie comparée ne permettant actuellement aucune hypothèse. Les chélicères ne sont pas seulement des organes sensoriels importants ; elles contiennent différentes glandes dont les plus importantes paraissent être les glandes séricigènes.

4. Glandes chélicériennes

a — Glandes séricigènes (fig. 2 A, B ; 136, 159)

Elles s'étendent plus ou moins loin dans le céphalothorax ; elles sont composées de plusieurs glandes en tubes accolées dont le nombre varie selon les familles ; leurs canaux débouchent à l'extrémité du tubercule fileur du doigt mobile. En plus du rôle de sécrétion de la soie, il semble qu'on puisse leur attribuer une intervention dans le métabolisme de l'animal.

Des études préliminaires du cycle des cellules séricigènes pendant les phases d'engourdissement et de paralysie (fig. 136) nous amènent à envisager le matériel glandulaire comme une source de protéines récupérables lors de la croissance. S. Hunt (1970) donne la composition en acides aminés de la soie des nids de *Neobisium maritimum* (pour 1000) :

acide aspartique	53
thréonine	78
sérine	164
acide glutaminique	103
proline	48
glycine	176
alanine	16
valine	58
méthionine	6

cystine.	34
isoleucine	49
leucine.	24
tyrosine.	51
phénylalanine.	11
lysine.	53
histidine	10
arginine.	69

La richesse et la variété du produit de sécrétion en acides aminés laissent supposer que le produit élaboré par les glandes séricigènes constitue une réserve protidique importante. Le rôle de ces glandes dans la physiologie du développement des Pseudoscorpions paraît donc, comme chez les larves de Lépidoptères (P. Allégret, 1956), des plus vraisemblables.

b — Autres formations glandulaires

1. *L'organe énigmatique du doigt mobile* (fig. 131, 134)

Une vésicule à paroi bien différenciée, limitée par un épithélium aplati, a été observée à la base du doigt mobile ; elle est toujours vide. Il est possible qu'elle communique avec le canal décrit par M. Vachon en 1965. Elle peut être traversée par les tubules serruléens. S'il s'agit d'une glande, il faut admettre qu'elle ne fonctionne que pendant un moment très bref de l'acte de nutrition.

2. *L'épithélium épidermique glandulaire*

L'épithélium du doigt mobile et de la main (au niveau des serrules, du flagelle, c'est-à-dire au niveau des zones tégumentaires souples) peut s'épaissir et devenir glandulaire pendant la période d'activité, quand l'animal chasse et se nourrit (fig 132).

L. Glatz (1968) a décrit chez certaines Araignées un épithélium semblable en relation avec un tégument criblé de pores serrés. La sécrétion de cet épithélium est certainement liée au rôle des chélicères comme instruments de la « toilette » du Pseudoscorpion. Après un repas, le Pseudoscorpion nettoie ses pinces et ses chélicères avec ses chélicères, et plus précisément avec la serrule externe. Certains Pseudoscorpions (*Chthonius* et *Neobisium* par exemple) se nettoient entièrement le corps. P. Weygoldt (1969) décrit la toilette d'un *Chthonius* : une goutte de liquide apparaît dans la cavité préorale. Cette « exsudation » est la conséquence de frottements particuliers des chélicères l'une contre l'autre. La goutte de liquide est reprise par une pince puis par les pattes ambulatoires qui l'utilisent pour l'étendre sur le corps. Tout excédent de liquide est réaspiré par la fente intercoxale. P. Weygoldt suppose que ce liquide « imperméabiliserait » la cuticule. Nous ne pouvons confirmer cette hypothèse mais nous pensons que l'origine probable de ce liquide de « toilette » est l'épithélium glandulaire afférent aux lames serruléennes et au flagelle.

3. *Les glandes acineuses hypodermiques* (fig. 132)

Au niveau des serrules du doigt fixe, nous avons observé quelques glandes composées d'une quinzaine de cellules dont le produit de sécrétion s'écoule dans un canal unique dont nous n'avons pu découvrir l'orifice.

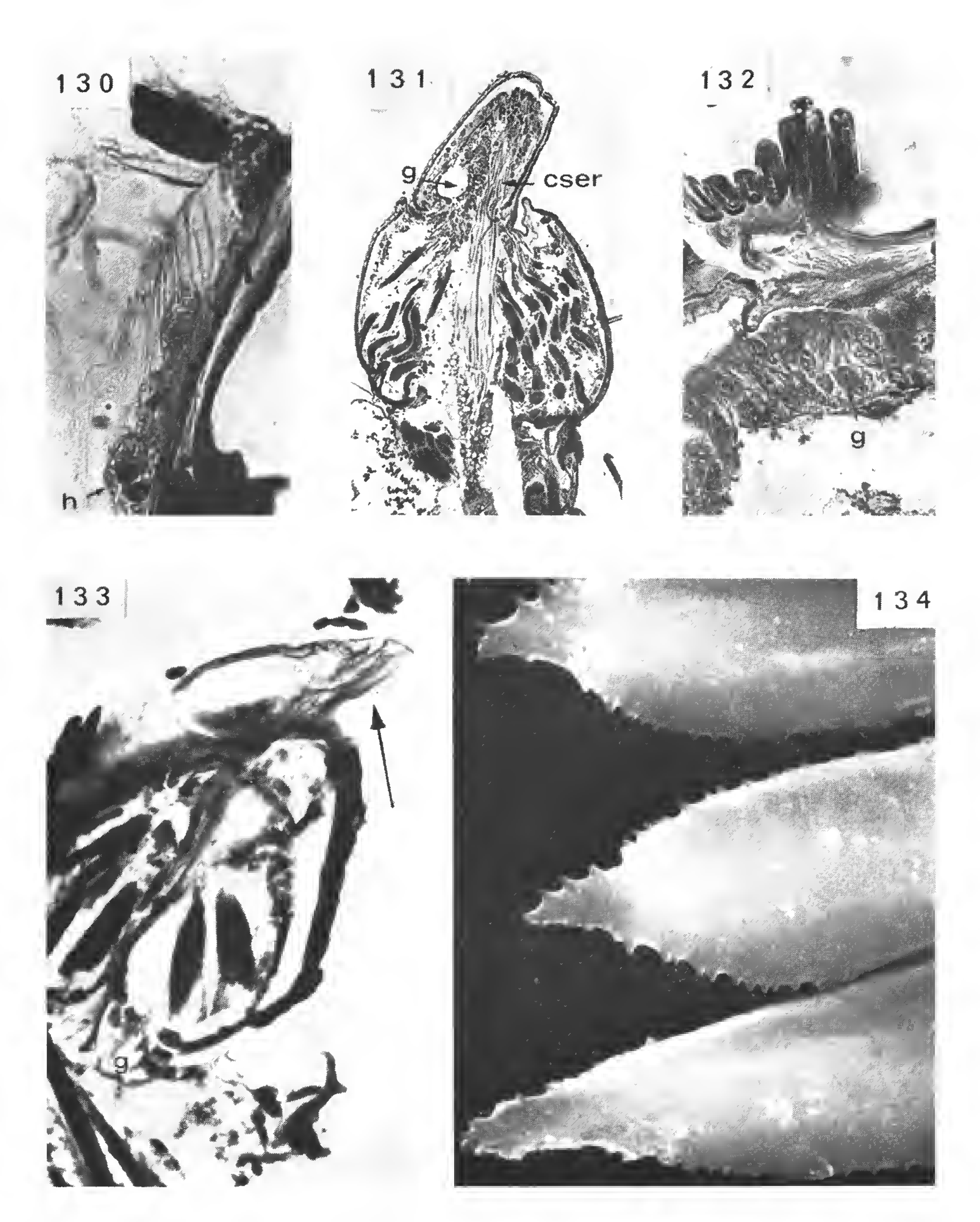


Fig. 130-134. — Chélicère. 130, « canaux » serruléens d'une exuvie ; 131, coupe longitudinale passant par le doigt mobile ; 132, glande hypodermique (g) proche de la serrule interne ; 133, coupe longitudinale, *Rhacochelifer maculatus* (Cheliferidae), imprégnation argentique, technique de Holmes modifiée, la flèche indique les terminaisons nerveuses dans le velum ; 134, lamelle d'une serrule. (Photographie du Laboratoire d'Écologie générale du Muséum.)

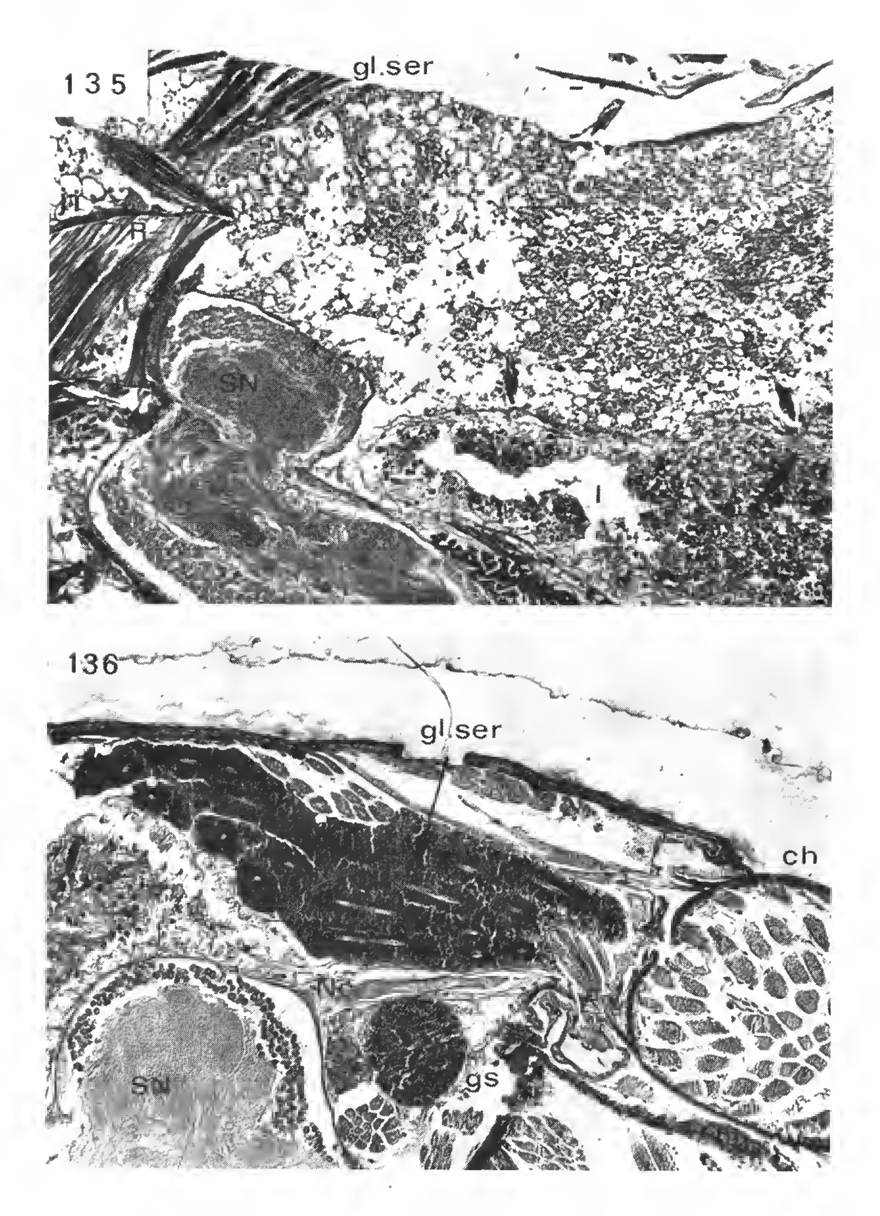


Fig. 135-136. — Glandes séricigènes, coupes parasagittales. 135, phase de paralysie, lyse de la glande, bleu alcian-trichrome en un temps ; 136, période de fécondation, glande séricigène fonctionnelle, fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine ferrique-picro-indigocarmin.

5. **Flagelle**

En position ventrale interne, le flagelle est composé de soies dont la forme, le nombre et l'insertion ont une importance pour la définition des genres en systématique. S'il est important chez les Neobisiidae, et les Chthoniidae il est par contre inexistant chez les Feaellidae et réduit chez les Chernetidae et Cheliferidae. Il s'insère sur la chélicère au-dessus des débouchés des glandes salivaires situées dans les lobes maxillaires (fig. 143). M. Vachon, sans exclure un rôle sensitif, démontre son rôle mécanique lors de l'éjection de la masse de rebut (1934). Chaque tubercule repose sur un coussin de cellules glandulaires basales dont certains composants sont fortement fuchsinophiles. Chaque soie est desservie par plusieurs fines terminaisons nerveuses (fig. 127).

6. **Fentes lyriformes**

Leur nombre (deux internes, deux externes) et leur position varient peu dans l'ordre entier. Elles sont desservies par quelques cellules nerveuses groupées en petits ganglions individualisés (fig. 125).

7. **Soies**

Chaque soie est innervée par deux cellules sensorielles accolées (fig. 128).

C. — Processus maxillaires

Ce sont des évaginations tégumentaires en forme de cornets à paroi souple ; ils sont localisés sur la face latérale interne et antérieure des hanches des pattes-mâchoires (fig. 100-101) ; ils entourent le rostre antérieurement ; ils sont tapissés par des expansions cuticulaires en forme de soies, groupées en brosses de quatre ou cinq éléments. Ces brosses, lors de l'absorption du liquide alimentaire, frottent contre des brosses de même nature qui revêtent les faces externes (lse) des lèvres supérieures (fig. 116, 138).

On observe sur chaque processus les débouchés des glandes salivaires (fig. 143 : flèche, fig. 159). Celles-ci, localisées dans les hanches des pattes-mâchoires sont prolongées par deux canaux dont les orifices sont constitués par deux pores situés dans les processus, au niveau du flagelle chélicérien. Cette observation, sur coupe histologique, confirme et précise donc la description de M. Vachon (1949) faite à partir de Pseudoscorpions passés à la potasse et montés en préparation dans la gomme au chloral de Marc André.

Le développement des processus maxillaires varie avec l'état physiologique de l'animal. Chez l'animal au repos, leur épithélium est plat (fig. 122), les noyaux sont saillants ; ils prennent la forme de lames fortement plissées. Pendant la prise de nourriture, les processus deviennent turgescents et contribuent à l'obturation de l'atrium prébuccal. En outre, l'épithélium présente à ce moment un aspect particulier, le même que celui de l'intestin

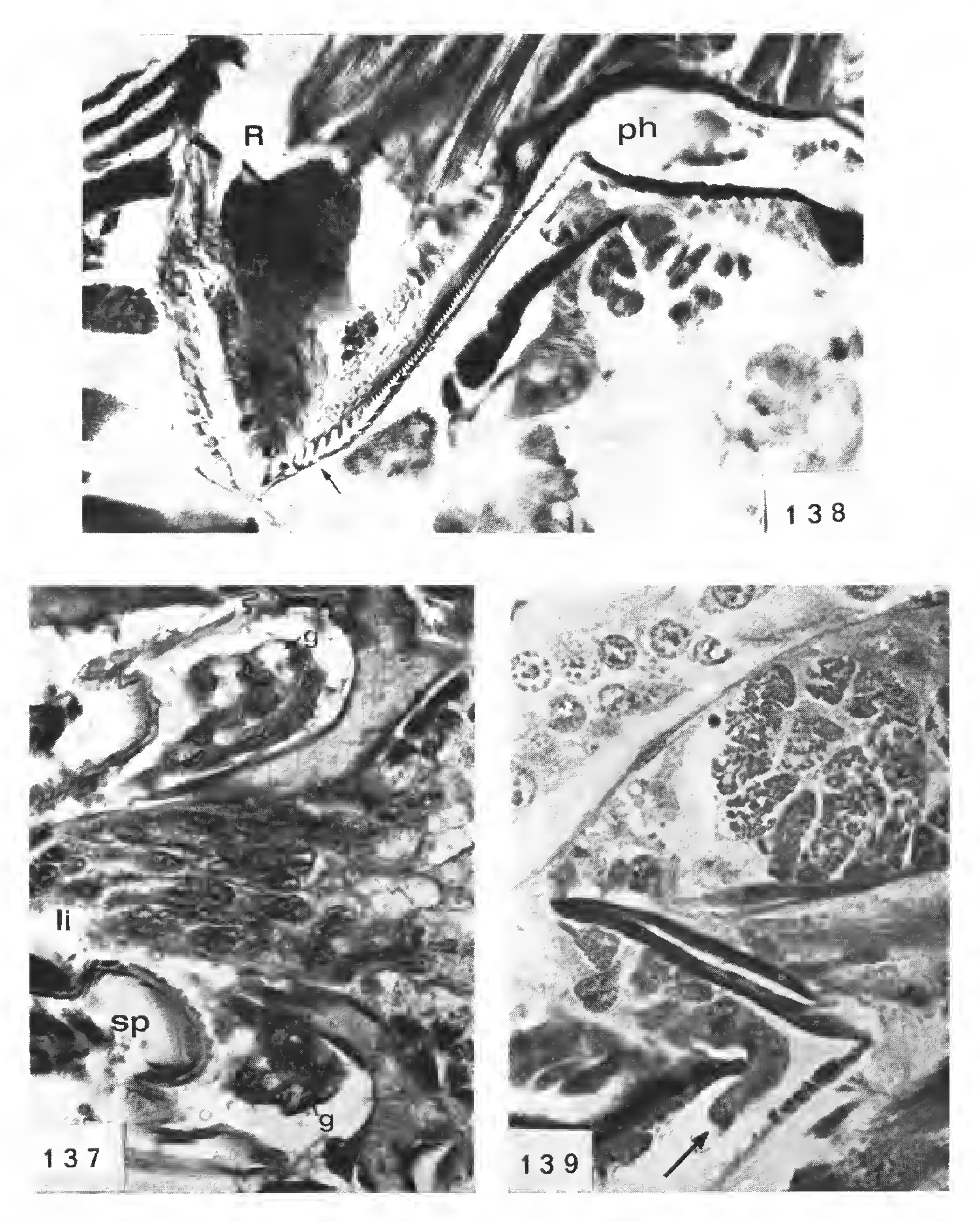


Fig. 137-139. — Glandes « digestives » et cavité buccale. 137, coupe horizontale au niveau de la lèvre inférieure (li) et des glandes hypopharyngiennes, phase de rétablissement, azan ; 138, coupe parasagittale au niveau du rostre recouvert de « spicules » sur sa face externe ; 139, coupe parasagittale du pharynx et d'une glande hypopharyngienne (flèche).

postérieur dont on connaît la fonction de résorption. Il nous semble donc qu'on peut considérer les processus comme des organes d'absorption d'autant plus qu'on y observe au moment de la turgescence de nombreux hémocytes appliqués contre l'hypoderme et remplis de granulations fuchsinophiles (fig. 121, 123, 124).

D. — Rostre

Le rostre est une pièce buccale impaire médiane (fig. 14, 100, 101), puissamment musclée (fig. 113) ; il est innervé par le nerf rostral (fig. 26, 30, 113 : NR), branche antérieure médiane impaire du système sympathique. Il se différencie en lèvres supérieures mobiles (ls) et en lèvre inférieure (li) en forme de V renversé et imbriquées les unes dans les autres (fig. 101, 108, 117).

Les faces externes des lèvres supérieures, en contact avec les deux lames maxillaires, portent elles aussi un revêtement d'expansions tégumentaires groupées en brosses. Les faces internes des lèvres supérieures, de même que les parois de la lèvre inférieure sur lesquelles elles glissent sont striées (fig. 114) : il semble qu'il y ait des « rides » ou canalicules alimentaires. Le tégument sur la face interne des lèvres supérieures est spongieux (fig. 115). Des « pores » correspondent à des glandes longeant les deux bords ventraux des lèvres supérieures, donc s'étendant sur la plus grande partie du rostre (fig. 115, 117). Les glandes des lèvres supérieures ou glandes de Wasmann (fig. 117 : gl.W) ont été signalées par J. P. Schtschelkanowzeff (1903).

L'hypothèse d'une digestion externe chez les Pseudoscorpions ayant été évoquée par A. Kästner, M. Vachon (1934) donne une analyse détaillée du comportement du prédateur et de l'aspect de la proie (gonflements et dégonflements successifs) pendant l'acte de nutrition. Toutes les observations de l'auteur confirment les hypothèses de A. Kästner.

E. — Sécrétions glandulaires responsables de la digestion externe

1. Glande salivaire paire

Chaque élément de la glande est logé en partie dans la hanche des pattes-mâchoires, en partie dans la région antérieure du céphalothorax (fig. 159 : gl. sal). Il comprend deux tubes accolés dont les canaux sécréteurs, d'origine ectodermique, débouchent sur la paroi interne molle des maxilles, juste au-dessous du flagelle chélicérien (fig. 143). Chaque lobe est desservi par une petite ramification issue du nerf parallèle au nerf des pattes-mâchoires (N_2pm), et que nous homologuons au nerf sensoriel des Aranéides décrit par R. Legendre (fig. 140, 141, 142, 144), et par un petit nerf latéral faisant peut-être partie de la chaîne sympathique latérale (fig. 140). La figure 144 représente un lobe de la glande salivaire (gs) situé entre le nerf de la patte-mâchoire (Npm) et le nerf chélicérien (Nc). Ce lobe est desservi par N_2pm, petit nerf de la patte-mâchoire.

Les sécrétions de la glande salivaire sont APS$^-$; elles se colorent vivement en bleu par le bleu alcian et par l'azan. Elles appartiendraient donc au groupe des mucopolysaccharides acides.

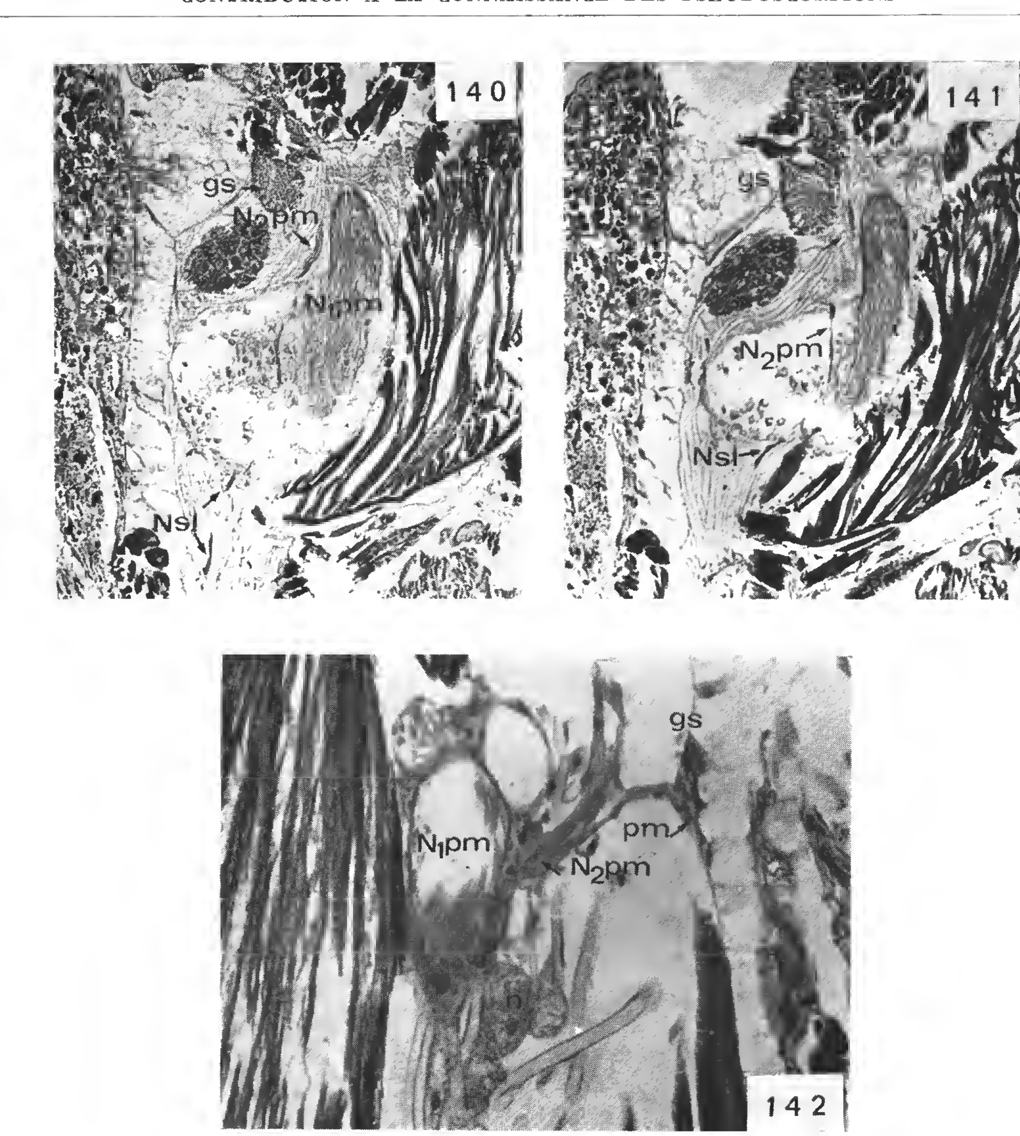


Fig. 140-142. — 140-141, innervation de la glande salivaire (gs) par le petit nerf de la patte-mâchoire (N_2pm) et émergence du nerf sympathique latéral (Nsl), coupe parasagittale, imprégnation argentique ; 142, innervation de la glande salivaire par le petit nerf (N_2pm), bleu alcian-trichrome en un temps.

2. Glandes rostrales supérieures

Ces glandes hypodermiques (fig. 117), déjà représentées schématiquement en coupe transversale par J. P. Schtschelkanowzeff (fig. 119) et appelées par lui glandes de Wasmann, sont constituées par de nombreux acini juxtaposés, disposés tout au long de chaque lobe

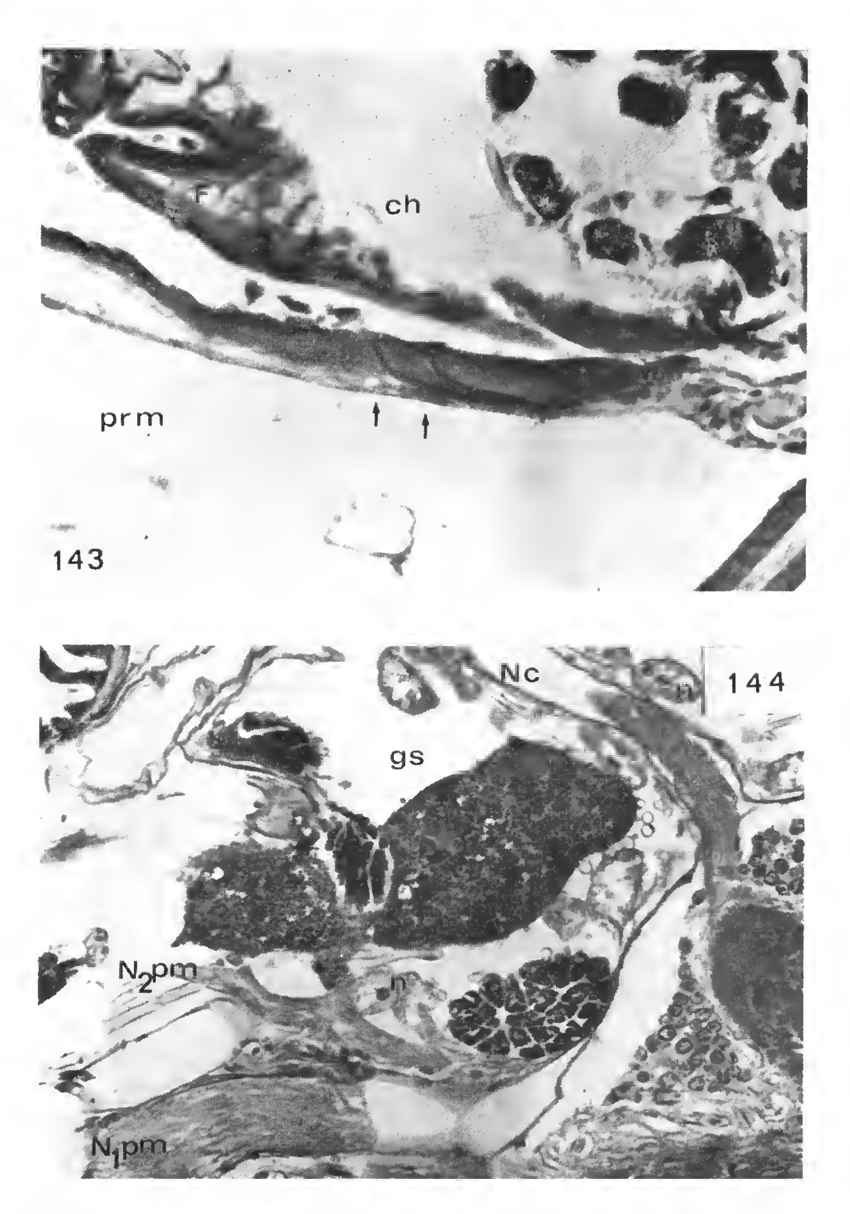


FIG. 143. — Les deux débouchés d'une glande salivaire dans la paroi molle du processus maxillaire, en face du flagelle (F) de la chélicère (ch.).
FIG. 144. — Glande salivaire et système nerveux central, coupe longitudinale.

des lèvres supérieures du rostre (fig. 115) ; elles sont donc très développées. Le tégument des faces internes des lèvres supérieures, qui correspond aux glandes acineuses de Wasmann, a une structure très particulière : sous les stries déjà décrites (succession de crêtes et de sillons), il prend une structure alvéolaire (fig. 115, 117).

3. « **Glandes** » **de la lèvre inférieure ou glandes hypopharyngiennes**

L'hypoderme se différencie au niveau de l'épaississement tégumentaire reliant la lèvre inférieure au pharynx, en formant des poches de cellules d'apparence glandulaire (fig. 137 : g ; et 139), dont le cycle sécrétoire n'a pas été observé.

Ces glandes doivent déverser leur sécrétion dans la vraie bouche (fig. 137) dont le tégument porte de fines expansions piliformes (sp).

F. — Conclusions

Nos observations de l'appareil buccal des Pseudoscorpions concordent dans l'ensemble avec celles des auteurs ayant étudié le problème de la nutrition. Nous avons cependant relevé quelques différences.

1. **Forme et rôle des chélicères**

Nous confirmons les observations de M. Vachon (1934), R. E. Snodgrass (1948), O. Gilbert (1952) et P. Weygoldt (1969) : les chélicères, outils de préhension de la proie, sont minutieusement nettoyées avant et après la capture de la proie par les pattes-mâchoires ; elles se nettoient aussi l'une l'autre. La nature glandulaire de l'épithélium afférent aux serrules et au flagelle pourrait être à l'origine du « liquide de toilette » exsudé quand les chélicères frottent l'une contre l'autre et qui sert à la « toilette » du Pseudoscorpion. Durant le repas, le Pseudoscorpion ne tient sa proie que par les chélicères de telle sorte que les doigts fixes, accolés, soient sur le rostre et les doigts mobiles en dessous du rostre. Ce dernier est ainsi enveloppé par les chélicères (fig. 102). Les serrules, et plus particulièrement les serrules externes, maintiennent un film capillaire entre la proie et la bouche.

L'anatomie confirme les observations de J. P. Schtschelkanowzeff : les chélicères portent des organes sensoriels très développés dont la fonction pourrait être de nature chémoréceptrice. Les Pseudoscorpions, selon les groupes systématiques auxquels ils appartiennent, choisissent leurs proies ; leurs « goûts » sont très divers (P. Weygoldt, 1969). Les organes sensoriels chélicériens pourraient donc jouer un rôle dans la discrimination des proies (*N. caporiaccoi*, par exemple, friand de jeunes Collemboles, refuse les pucerons et les larves de Drosophiles). A chaque lamelle de serrule correspond un neurone bipolaire dont l'extrémité, très longue et très fine, est engainée dans un tubule de nature ectodermique. Le velum des Cheliferidae, Feaellidae et Chernetidae contient également des tubules enfermant les prolongements axoniques des cellules sensorielles ganglionnaires dont le nombre et la position varient suivant les familles et même d'un genre à l'autre.

L'hypothèse de M. Vachon, attribuant au flagelle un rôle d'éjecteur de la masse de rebut, nous paraît tout à fait plausible.

Les soies et les lyrifissures font partie du système sensoriel chélicérien qui apparaît donc très diversifié.

2. Forme et rôle des lobes maxillaires

Encore appelés *lamina inferior* et *lamina superior*, les lobes maxillaires ont toujours été décrits comme parois latérales de l'atrium prébuccal. Ils n'ont, contrairement à ce que laisse supposer leur dénomination de « manducatory process », aucun rôle dans la mastication. Le tégument très aminci à leur niveau, la morphologie du tissu hypodermique sous-jacent variable suivant la période physiologique — pendant l'acte de nutrition ou pendant la diapause quand l'animal ne s'alimente plus —, l'intervention certaine des leucocytes granuleux pendant l'alimentation suggèrent la possibilité d'une absorption prébuccale et expliquent la turgescence des lobes maxillaires nécessaire au passage des aliments.

La paroi externe des lobes maxillaires est tapissée par des expansions piliformes, les unes petites et distales, les autres longues et fines ; elle est opposée à la face externe des lèvres supérieures, elle-même porteuse d'expansions longues et fines. L'affrontement de ces surfaces réalise un filtre retenant les particules alimentaires solides.

3. Forme et rôle des lèvres supérieures et inférieure

Les lèvres supérieures, encore appelée « taphrognath » par J. C. Chamberlin (1932) et la lèvre inférieure, « lophognath », n'ont pas la structure qu'on leur a attribuée jusqu'à présent : striations ornées de petites épines sur les deux faces du « lophognath » et sur les faces externes du « taphrognath ». Les deux faces de la lèvre inférieure (li), comme les faces internes des lèvres supérieures (ls) portent de nombreuses stries parallèles (fig. 114, 116). Les faces externes des lèvres supérieures (lse), comme les faces internes des lames maxillaires, portent de longues et fines expansions piliformes (112, 116). L'erreur des auteurs est due à l'extrême minceur des feuillets. Les coupes horizontales (fig. 116) et les coupes transversales associées aux dissections rendent compte de la structure tégumentaire exacte.

L'interprétation morphologique de la lèvre inférieure est délicate. Pour R. J. Pocock (1902) cette lèvre serait de nature sternale : d'autre part, J. C. Chamberlin montre — et nous le confirmons (fig. 101) — qu'elle est attachée par deux ramifications basales aux hanches des pattes-mâchoires, ce qui assure sa fixité, mais sa forme et sa structure ne suggèrent pas qu'elle soit d'origine coxale. Par conséquent, si l'on peut parler de sternite pour le métamère des pattes-mâchoires, l'interprétation de R. J. Pocock est valable.

Les mouvements des lèvres supérieures sont assurés par les muscles du rostre insérés obliquement entre l'axe squelettique, prolongement du pharynx qui joue le rôle de point fixe, et la joue intermaxillaire, qui est en réalité l'épistome des autres Arachnides puisque, dit R. E. Snodgrass, sur sa face inférieure s'insèrent les muscles dorsaux usuels de l'appareil digestif. A l'appui de cette interprétation, rappelons le fait signalé par A. Croneberg et développé par R. E. Snodgrass : la répartition de la plupart des muscles de la joue intermaxillaire ou épistome, sur la face inférieure préorale du rostre, est inhabituelle chez les Arachnides ;

chez les Solifuges, cependant, quelques fibres musculaires antérieures se prolongent dans le rostre ; de même, chez *Mastigoproctus* (Uropyge), un large faisceau musculaire de l'épistome s'insère sur la face postérieure du rostre. Le mouvement des lèvres supérieures par rapport à la lèvre inférieure est un mouvement de rotation partiel : les stries supérieures ne se déplacent donc pas parallèlement à celles de la lèvre inférieure ; il en résulte que les particules alimentaires subissent un broyage.

4. Digestion externe

Les preuves d'une digestion externe, suggérée par A. Kästner, ont été apportées par M. Vachon qui a donné une description approfondie du phénomène, sans cependant rechercher les glandes sécrétrices de diastases.

Citons tout d'abord les glandes salivaires s'étendant jusqu'au corps parapharyngien et qui débouchent à l'extérieur juste au niveau du flagelle chélicérien, dans la paroi interne molle des lobes maxillaires. Rappelons que M. Vachon avait déjà aperçu ces débouchés sur des préparations de Pseudoscorpions traités par la potasse et montés dans la gomme au chloral de Marc André. Leur position suggère l'intervention de la sécrétion des glandes salivaires dans un premier temps. A l'action des glandes salivaires s'ajoute celle des glandes de Wasmann, logées ventralement dans les lèvres supérieures et celle des glandes hypopharyngiennes à la base de la lèvre inférieure.

Les diastases sécrétées par ces glandes « digestives » sont probablement mélangées au fluide injecté dans la proie, mais leur nature et leur action restent à préciser. Si les phénomènes externes de la nutrition semblent maintenant bien connus, il n'en est pas de même des phénomènes internes ; l'histophysiologie et l'expérimentation, seules, apporteront les compléments nécessaires à nos connaissances en ce domaine.

IV. GLANDES COXALES, NÉPHROCYTES ET GLANDES ACINEUSES SÉCRÉTRICES

Depuis 1949, date de parution du Traité de Zoologie (VI : 306), la définition des éléments excréteurs des Arachnides, donnée par J. Millot, reste parfaitement valable.

« L'excrétion est assurée chez les Arachnides par des tissus ou des organes fort divers, les uns spécialisés dans cette fonction : glandes coxales, tubes de Malpighi, néphrocytes, les autres pour lesquels la fixation des produits de déchets n'est qu'un rôle secondaire : cellules hypodermiques, cellules superficielles des diverticules intestinaux, cellules interstitielles, éventuellement glandes lymphatiques (Scorpions) ».

Chez les Pseudoscorpions, il n'y a pas de tubes de Malpighi. Mais, même après les travaux de M. Vachon (1949), O. Gilbert (1952), P. Weygoldt (1969), nos connaissances relatives aux organes susceptibles d'être considérés comme ayant une fonction excrétrice restent très sommaires.

A. — Glande coxale

Dans un ouvrage fondamental : « Coxal glands of the Arachnids » publié en 1913, par B. H. Buxton, les Arachnides étudiés sont : les Scorpions, les Araignées, les Solifuges, mais les Péripates sont aussi inclus dans cette étude et leurs néphridies particulièrement bien décrites. La néphridie typique d'un Péripate comprend un saccule, un tube collecteur, un labyrinthe à cellules striées interrompu en une de ses parties par un tube à épithélium sécréteur, une vésicule, un tubule terminal s'ouvrant à l'extérieur par un pore. B. H. Buxton établit que la variété des néphridies rencontrées tout au long du corps des Péripates provient de l'absence de l'une ou l'autre des parties constituantes de la néphridie typique ou du développement prépondérant d'une partie par rapport à une autre. Ces éléments se retrouvent chez les Pseudoscorpions, où la glande coxale n'a jamais été décrite que de façon très sommaire et d'après des coupes histologiques (J. P. Schtschelkanowzeff, 1903 ; M. Vachon, 1949 ; P. Weygoldt, 1969). Il en résulte que les représentations schématiques d'ensemble qui ont été données sont erronées. De nombreuses dissections de *Neobisium caporiaccoi* (fig. 146) et de *Chernes hahni* (fig. 145) montrent que les glandes coxales, d'un blanc nacré, sont des organes relativement massifs, pédonculés, situés de part et d'autre du système nerveux central, soutenus par des muscles insérés sur l'endosternite impair postérieur. Les diverticules intestinaux les surplombent. Elles sont entourées par des trachées et par le sinus sanguin ventral. Les figures 147 et 148 montrent en coupe parasagittale la situation d'une glande et sa structure : le glomérule petit, le labyrinthe plusieurs fois recoupé, le tubule terminal situé à l'arrière des hanches de la troisième paire de pattes ambulatoires, comme chez les Scorpions. La reconstitution de la glande à partir de coupes histologiques apporte un fait nouveau : le labyrinthe n'est pas formé d'un tube simple continu, mais d'éléments tubulaires en cul-de-sac, accolés.

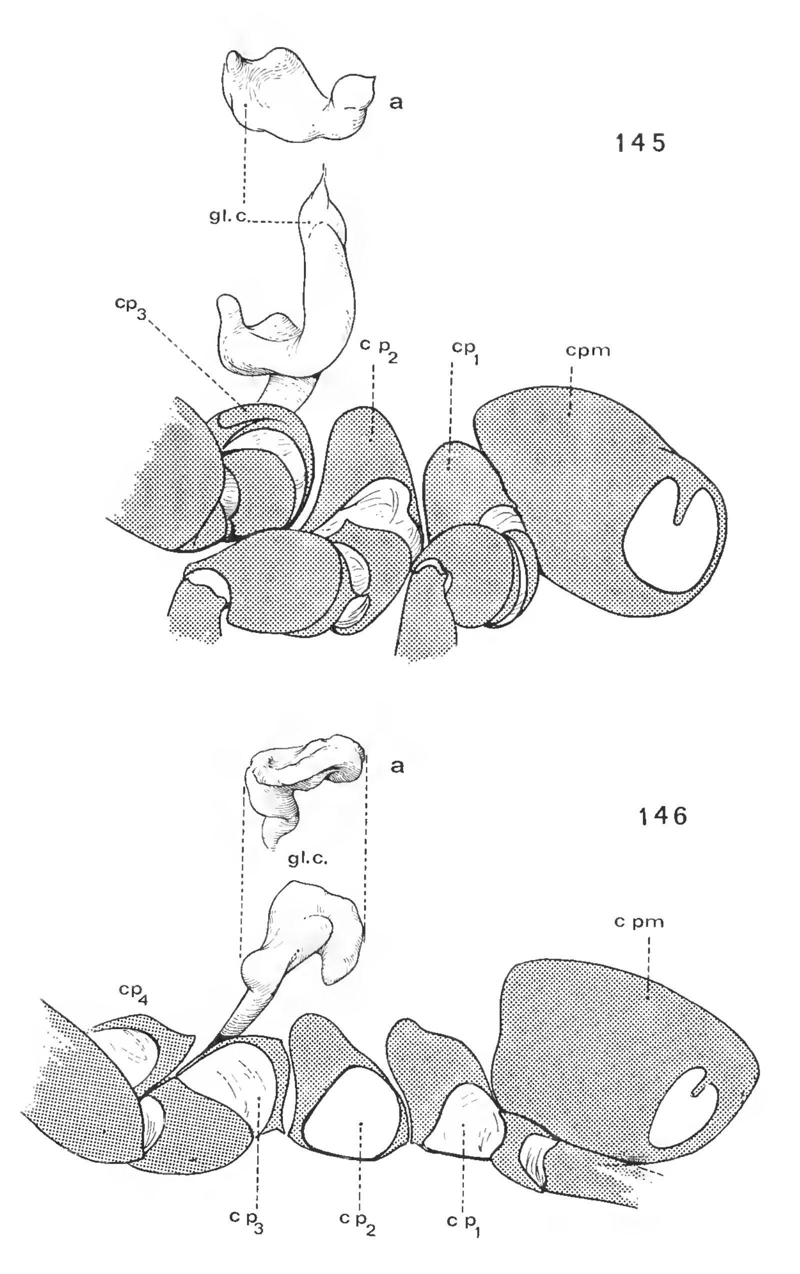


FIG. 145-146. — Glandes coxales dessinées en place après dissection. 145, *Chernes hahni* (Chernetidae) ; 146, *Neobisium caporiaccoi* (Neobisiidae).

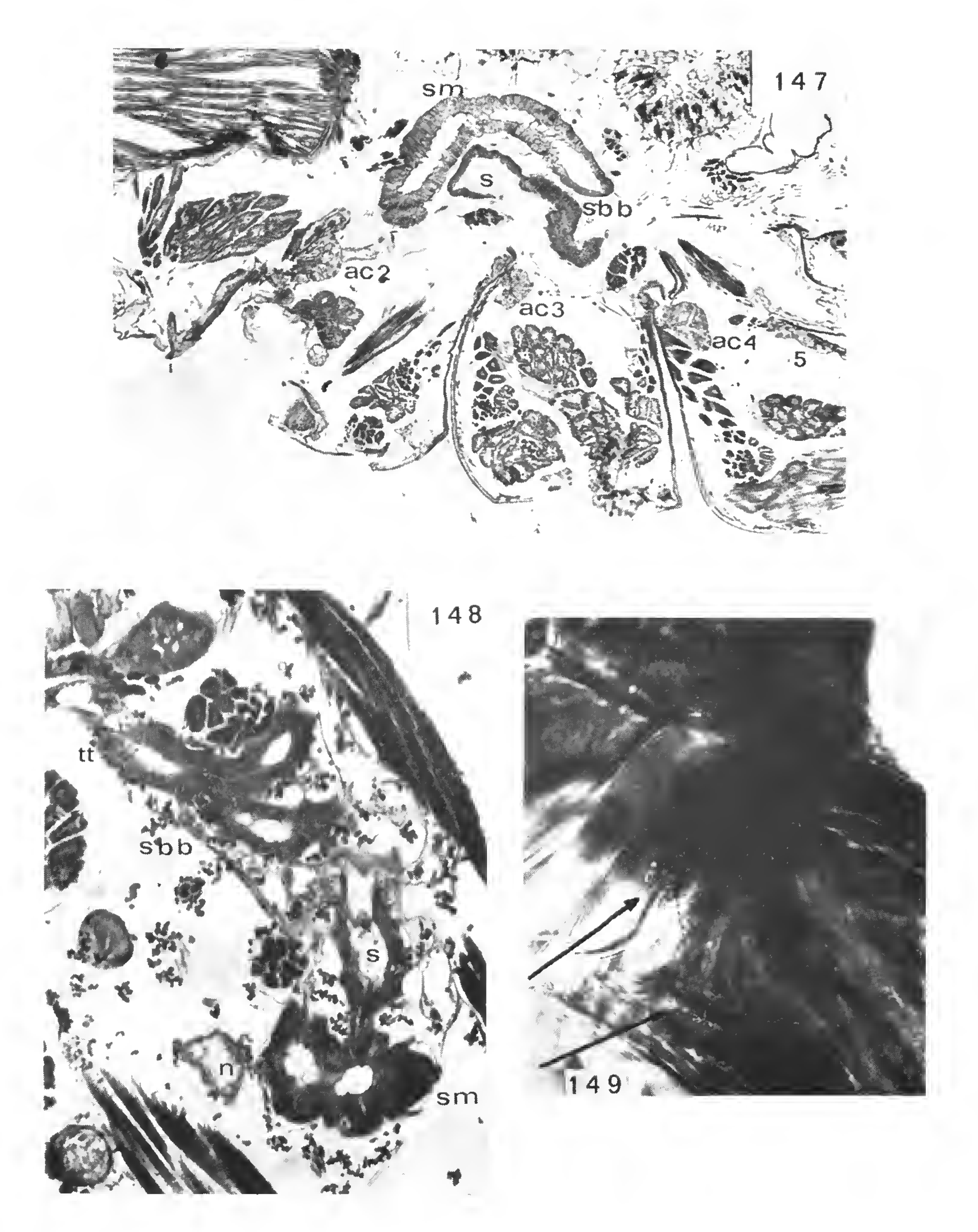


Fig. 147-149. — Glandes coxales et acini. 147, acini glandulaires des pattes 2-4 et glande coxale, coupe parasagittale, trichrome en un temps ; 148, deutonymphe : coupe montrant l'importance du sinus sanguin, de la membrane limitante à podocytes, trichrome en un temps ; 149, orifices des acini glandulaires, base du doigt mobile de la pince, vue externe, gomme au chloral de Marc André.

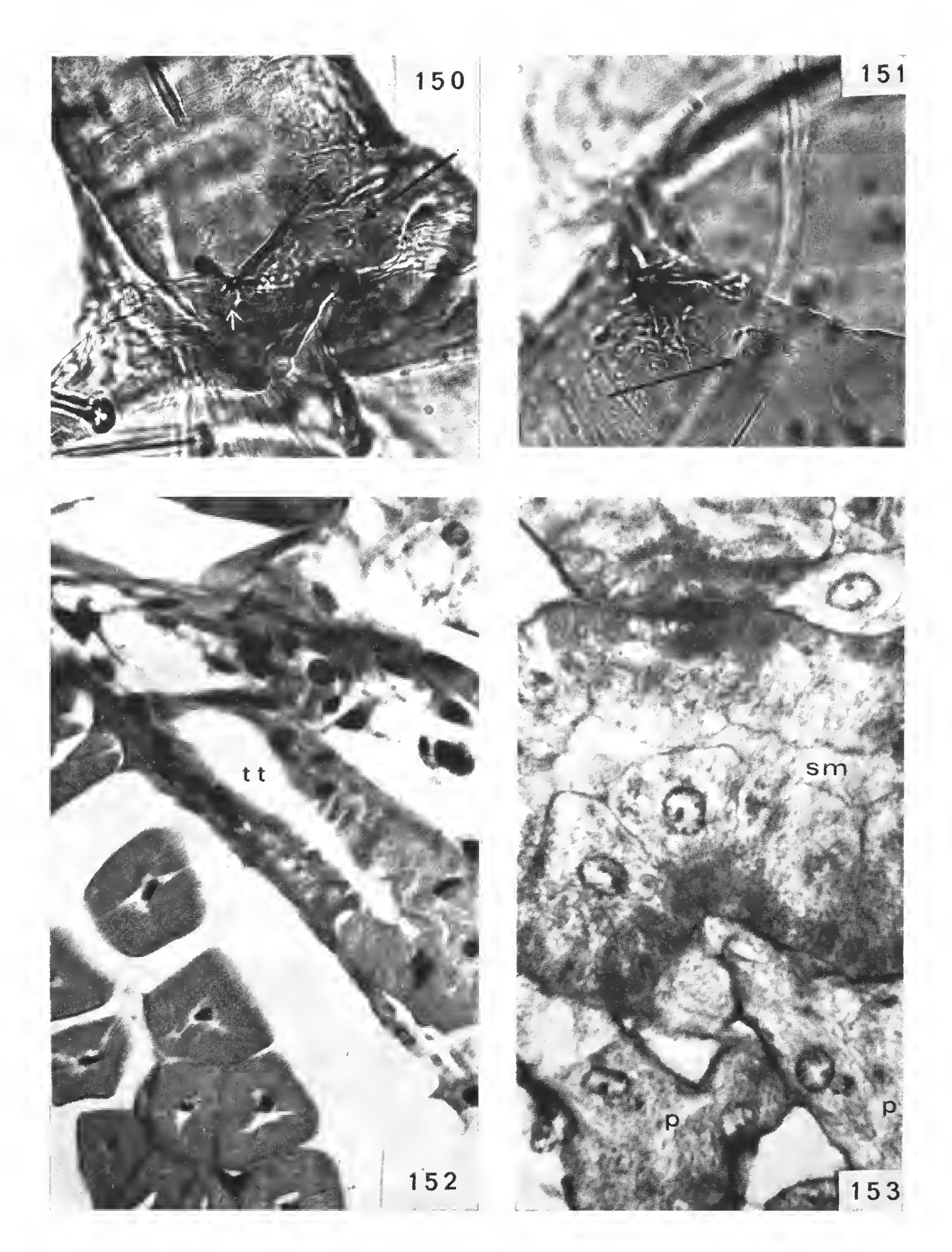


Fig. 150-153. — Glandes coxales et acini. 150, base du préfémur de la p1 : orifices des acini ; 151, hanche de la p4, orifices des acini ; 152, vue longitudinale du tubule terminal (tt) de la glande coxale, fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine-picro-indigocarmin ; 153, segment muqueux (sm) et podocytes (p) pendant la phase sécrétoire de la période de paralysie (2 à 3 jours avant l'exuviation), bleu alcian-trichrome en un temps.

1. **Caractères histologiques des différents segments de la glande coxale**

a — Tubule terminal

Court, à lumière étroite, il est limité par un épithélium simple à cellules régulières, basses. Ce canal (fig. 152), au moins chez l'adulte, ne communique pas avec l'extérieur ; il se termine en cul-de-sac au niveau de la fente intercoxale. De nombreux faisceaux musculaires s'insèrent sur sa paroi. La fermeture de l'extrémité du canal terminal a été observée également chez les Scorpions par Sturany (1891) et par R. Rasmont (1958-1959), lequel a démontré par ailleurs, expérimentalement, que le canal n'est pas fonctionnel. Ce caractère rapproche donc les deux ordres d'Arachnides.

b — Saccule

Le saccule est une outre formée d'un épithélium à plateau strié, remplacé au point de communication avec le sinus sanguin par un manchon (ou « col ») de cellules à membrane irrégulièrement plissée et sans plateau strié, dont le cytoplasme, clair, contient de petites vacuoles et un noyau souvent sphérique : la densité des cellules est telle que sur les coupes les noyaux sont très rapprochés. Ce « col » sépare l'intérieur du saccule de l'espace « urinaire » (nommé ainsi par analogie avec le même type de structure présent chez les Scorpions), c'est-à-dire de l'espace compris entre la glande coxale et la membrane séparant la glande du sinus sanguin. Accolés à cette membrane limitante, on observe les « podocytes », cellules qui ne forment pas un revêtement continu mais qui sont en général séparées par des espaces assez larges (fig. 158). Les podocytes restent attachés à la membrane par des pieds cellulaires épais et peu nombreux ou ténus et abondants. Cette structure est tout à fait comparable à celle trouvée par R. Rasmont (1958) chez les Scorpions. La membrane limitante est colorée par la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique et par le bleu alcian (bleu alcian-trichrome en un temps). Les podocytes semblent pouvoir émigrer à l'intérieur du saccule à partir du « col ».

c — Labyrinthe

C'est le corps principal de la glande coxale, innervé par la chaîne sympathique latérale paire ; il est formé par des éléments tubulaires en cul-de-sac, étroitement accolés. Il occupe un volume important de part et d'autre du corps, entre les diverticules intestinaux dorsaux, les hanches des pattes et les pleures. De nombreux faisceaux musculaires le relient aux tergites, d'autres à l'endosternite impair postérieur. Deux types de cellules sont reconnaissables cytologiquement et permettent de diviser le labyrinthe en deux segments, le passage d'un segment à l'autre étant progressif.

1. *Le segment des cellules à bordure en brosse* (fig. 148, 155, 156)

Tout comme dans la glande coxale des Scorpions, les formes et les dimensions des cellules à bordure en brosse diffèrent tout au long des portions de segment. Le « type moyen » est parallélépipédique, long et haut. La base de la cellule est occupée par des filaments

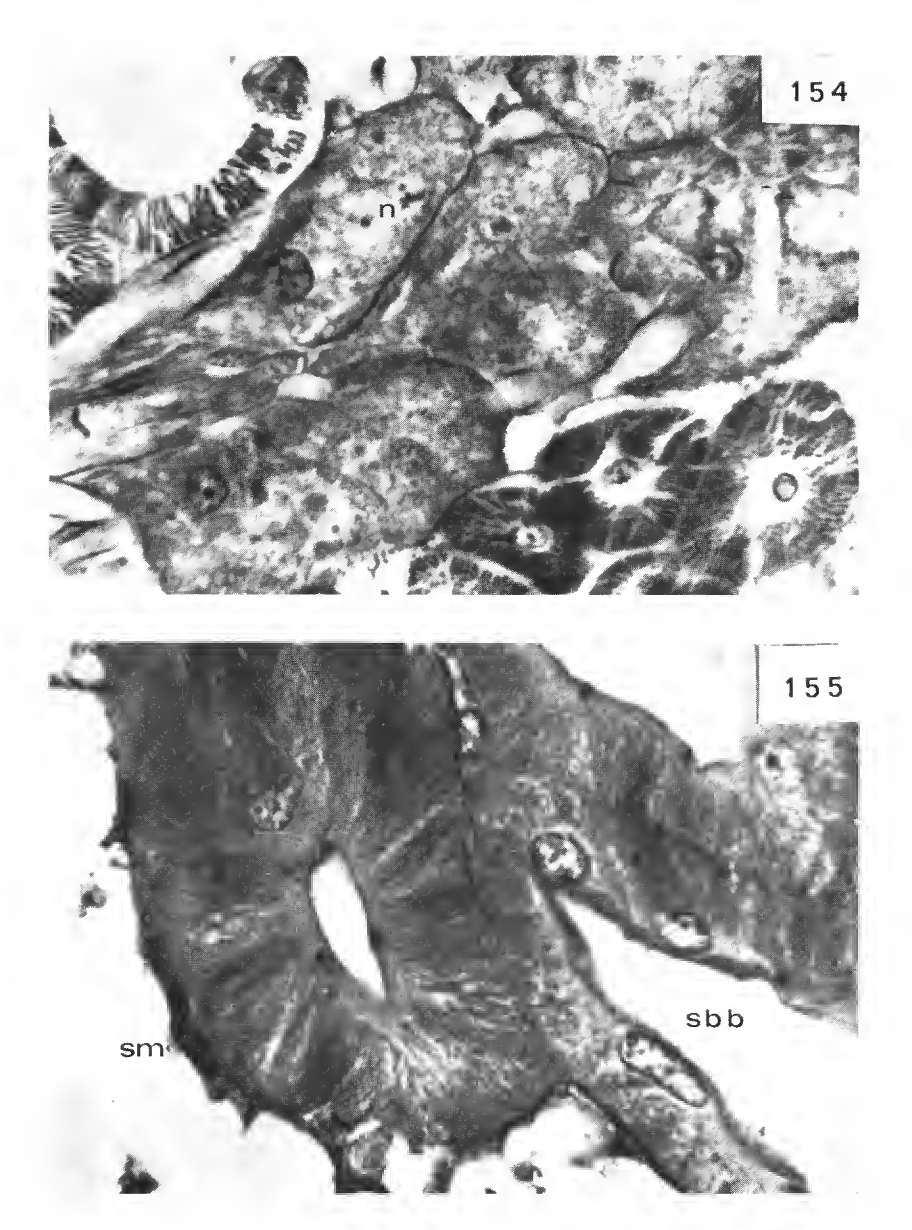


Fig. 154. — Néphrocytes fonctionnels, phase excrétrice de la période de paralysie, 2 à 3 jours avant l'exuviation, bleu alcian-trichrome en un temps.
Fig. 155. — Segment muqueux (sm) et segment à bordure en brosse (sbb), début de la période de paralysie, bleu alcian-trichrome en un temps.

fins et flexueux fixant l'argent (technique de Holmes modifiée), colorés par le bleu alcian (bleu alcian-trichrome en un temps), la phloxine (méthode de Gomori). Le bord apical des cellules est une bordure en brosse constituée par la juxtaposition de fins filaments. Entre celui-ci et le pôle basal à filaments, le cytoplasme clair contient un grand noyau ovoïde à nucléoles nets. La zone basale striée et la bordure en brosse fixent fortement le noir Soudan B après fixation au liquide de Baker.

2. *Le segment des cellules à bâtonnets ou segment muqueux* (fig. 147, 153, 155)

Il est dorsal par rapport aux autres segments, dont le saccule. Il est formé de hautes cellules volumineuses dont la base est fortement striée ; le pôle apical au contraire est très flou, la limite cellulaire souvent imprécise, semblant parfois inexistante ; le noyau est énorme, le cytoplasme dans la zone sécrétrice est peu colorable et présente une structure réticulée à mailles très lâches ; ces particularités nous permettent d'interpréter ces cellules comme des cellules muqueuses.

Les cytomembranes correspondant aux filaments basaux ont été décrites dans les tubes de Malpighi d'Acridiens par Beams (1955), et dans ceux de Grillons par Berkaloff (1958). Mais les cytomembranes ne sont pas particulières aux cellules excrétrices ; elles ont été décrites par D. C. Pease (1956) dans les cellules des glandes salivaires, des procès ciliaires et du plexus choroïdien. R. Rasmont insiste sur le fait que les cytomembranes des cellules de la glande coxale chez les Scorpions sont en tous points comparables à celles décrites par Pease (1955) et Rusha *et àl.* (1957) dans les cellules du tube rénal des Vertébrés. D'après les données de la microscopie électronique, ces « filaments » doivent correspondre à des villosités étroites qui augmentent considérablement la surface de contact avec le milieu ambiant (caractère de toutes les cellules, soit absorbantes, soit sécrétrices, à grande activité d'échanges). Il est évident qu'ici aussi l'étude de l'ultrastructure est nécessaire.

2. Variations structurales de la glande coxale liées au cycle vital

L'étude histologique de la glande coxale, tout au long de l'intermue et pendant les périodes d'activité de l'adulte, montre qu'elle est le siège de phénomènes sécrétoires au niveau du segment muqueux.

Comme chez les Solifuges (C. Junqua, 1966), le segment muqueux est inactif pendant les périodes de rétablissement, d'activité et d'engourdissement. Il a alors l'apparence d'un épithélium tubulaire simple dont les limites apicales cellulaires sont nettes, les noyaux petits, polymorphes, le cytoplasme clair.

L'aspect du segment muqueux change complètement pendant la période de paralysie (fig. 157) ; les cellules se gonflent, deviennent très hautes ; la lumière du tube devient virtuelle ; les noyaux grossissent, s'arrondissent, émigrent vers le pôle apical, juste au-dessus de la zone à filaments qui occupe en hauteur les deux tiers de la cellule. Les sixième et septième jours de paralysie, les espaces sanguins entre les différents segments sont remplis d'hémocytes ; le saccule lui-même comporte une partie muqueuse en pleine activité ; les cellules du col sont gonflées et se touchent, la lumière du saccule est occupée par des podo-

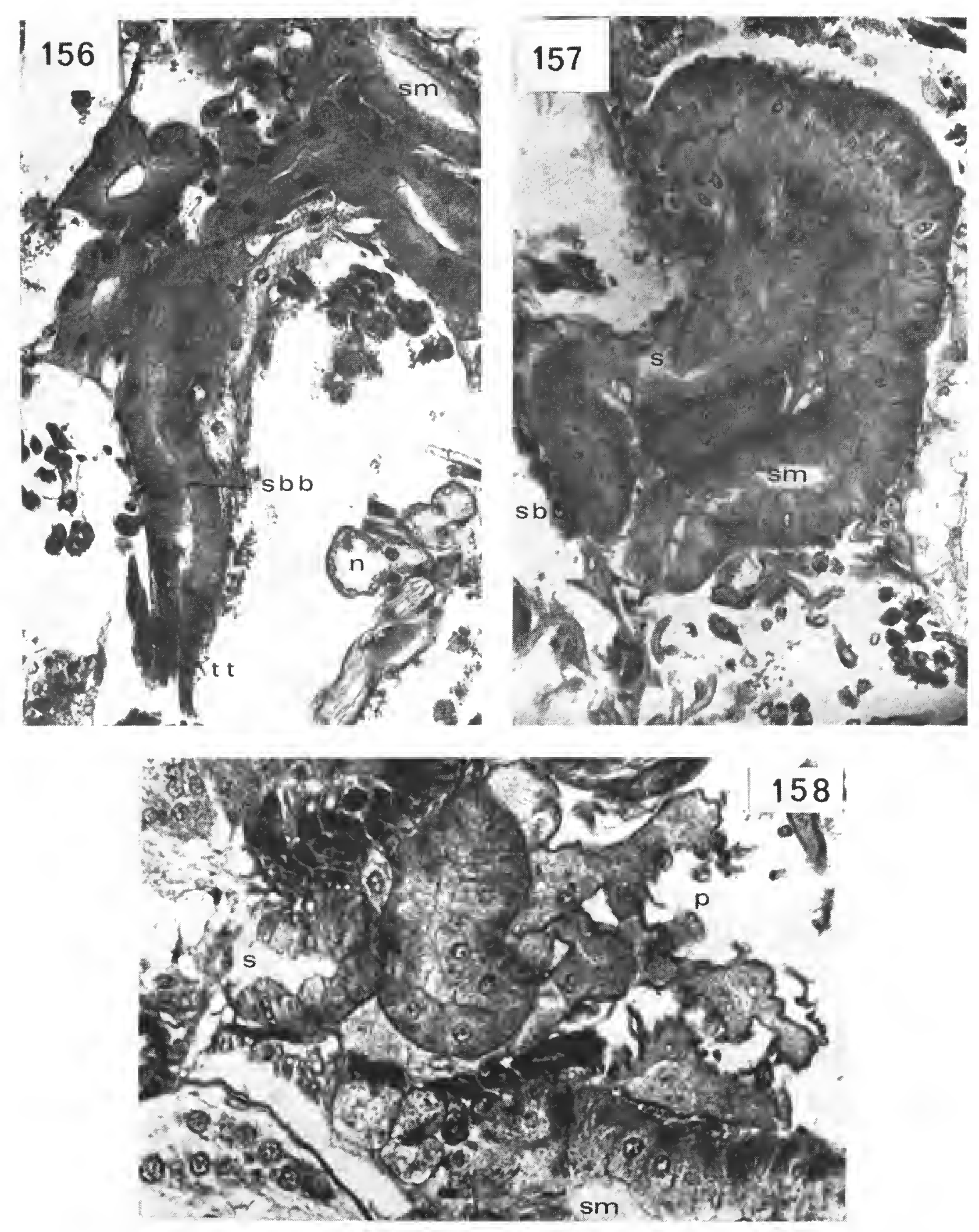


Fig. 156-158. — Glande coxale, bleu alcian-trichrome en un temps. 156, phase de repos, 1er jour de paralysie ; 157, phase sécrétoire, 2-3 jours avant l'exuviation ; 158, podocytes (p) fonctionnels, en contact étroit avec le segment muqueux (sm), 1-2 jours avant l'exuviation.

cytes à gros noyaux binucléolés. Les huitième et neuvième jours de paralysie, c'est-à-dire deux à trois jours avant l'exuviation, les noyaux ont regagné le pôle basal de la cellule, la hauteur des filaments basaux a diminué ; les cellules des parois opposées « s'emboîtent » encore en bien des endroits. Les podocytes qui entourent complètement le saccule forment une paroi cellulaire continue d'aspect glandulaire (fig. 148, 158), à cellules à gros noyaux et à cytoplasme contenant de nombreuses et fines granulations prenant intensément le bleu alcian (bleu alcian-trichrome en un temps). Les néphrocytes sont au même moment le siège de phénomènes métaboliques intenses : ils constituent de gros massifs, à cytoplasme riche en fines, moyennes et grosses granulations colorées fortement par le bleu alcian ; les noyaux clairs, volumineux et circulaires, ont des nucléoles très apparents (fig. 154). Les néphrocytes sont certainement les « éléments » décrits par M. Vachon (1956) : « Il existe au moment de l'exuviation (avant, pendant et après) de gros éléments circulants. Les éléments semblent partir d'un foyer dans la région postérieure du céphalothorax, en arrière du cerveau. Leur activité est très intense mais relativement éphémère ». Les espaces sanguins entre les tubes sont bourrés d'hémocytes. Le dixième jour de retraite dans le nid, les cellules de la glande coxale ont diminué de volume, la lumière des portions tubulaires est de nouveau apparente, son diamètre pouvant égaler la hauteur d'une cellule. Les limites apicales des cellules du segment muqueux ne sont pas toujours nettes, elles sont parfois uniquement marquées par de fines granulations cytoplasmiques. La membrane limitante à podocytes a pratiquement repris l'aspect de la période d'activité du Pseudoscorpion : les cellules sont presque partout très aplaties. Les néphrocytes ont pratiquement disparu, ceux qui subsistent sont pauvres en cytoplasme ; celui-ci est localisé à la périphérie et les noyaux sont petits. Pendant la période de rétablissement, la glande reprend l'aspect qu'elle garde pendant toute la période d'activité du Pseudoscorpion : cellules à gros noyaux binucléolés, pauvres en chromatine, à filaments hauts, basaux, à limites apicales nettes délimitant une lumière axiale importante (fig. 155).

En conclusion, il nous faut admettre, tout comme C. Junqua (1966) pour les Solifuges, que la glande coxale des Pseudoscorpions présente un cycle sécrétoire unique, rapide. La phase de sécrétion ne dure guère que 24 à 36 heures ; la phase de résorption autant, car comment admettre qu'il n'y ait pas résorption quand la lumière du tube reste virtuelle ou pratiquement vide ? De plus, les phénomènes métaboliques affectant les cellules de la glande coxale agissent toujours en synchronisme avec le phénomène métabolique dont les podocytes et les néphrocytes sont le siège et les granulations cytoplasmiques prennent toutes le bleu alcian et la fuchsine paraldéhyde.

C. Junqua indique que des éléments muqueux incorporés à des organes excréteurs n'existent chez les Arachnides que chez les Solifuges ; il semble cependant que R. Rasmont ait signalé le même segment chez les Scorpions, et il est présent aussi, nous l'avons vu, chez les Pseudoscorpions. Ces éléments sont donc peut-être plus répandus chez les Arachnides qu'on ne le pense.

M. Gabe (1954, 1957) a réalisé l'étude cytologique et histochimique du produit de sécrétion des segments muqueux des Péripates ; il s'agit d'un mucopolysaccharide acide. Chez les Solifuges (C. Junqua, 1966), le produit de sécrétion est un mucopolysaccharide neutre comme chez les Odonates (J. J. Gagnepain, 1956). Chez les Orthoptères (R. Martoja, 1956), le produit de sécrétion est un mucopolysaccharide acide. La question essentielle

abordée par les différents auteurs est de savoir si la fonction du segment muqueux est liée à la fonction excrétrice du segment à bordure en brosse. Les cellules du segment muqueux n'auraient dans ce cas pour rôle que de modifier certaines caractéristiques de l' « urine » élaborée par les segments à bordure en brosse (par exemple la neutraliser et la gélifier comme le suggère J. J. Gagnepain).

En ce qui concerne les Pseudoscorpions, les résultats sont les suivants :

1. Il ne semble pas y avoir de différences cytologiques entre les deux catégories de cellules au moment de la phase de sécrétion.

2. Pendant toute la durée du cycle d'intermue, la glande coxale n'accomplit qu'un seul cycle sécrétoire qui se déroule en un temps bref (3 à 4 jours), pendant la phase de paralysie juste avant l'exuviation.

3. La phase d'activité de la glande coxale se produit en même temps que celle des podocytes et des néphrocytes. Leurs fonctions semblent donc complémentaires.

B. — Glandes acineuses sécrétrices

V. Graber (1880), et F. M. Campbell (1881) découvrent les glandes salivaires gnathocoxales des Aranéides ; W Schimkewitsch (1884) les décrit sur l'Épeire, Ph. Bertkau (1885) chez *Atypus*, F. Dahl (1885) chez diverses Araignées. R. Legendre (1953) leur consacre une étude de structure et de fonction chez les *Tegenaria* (Aranéides). Il semble que ces glandes ne soient connues que dans les gnathocoxae des Araignées, pièces mobiles de la zone péribuccale. Nous avons retrouvé des glandes comparables chez les Pseudoscorpions.

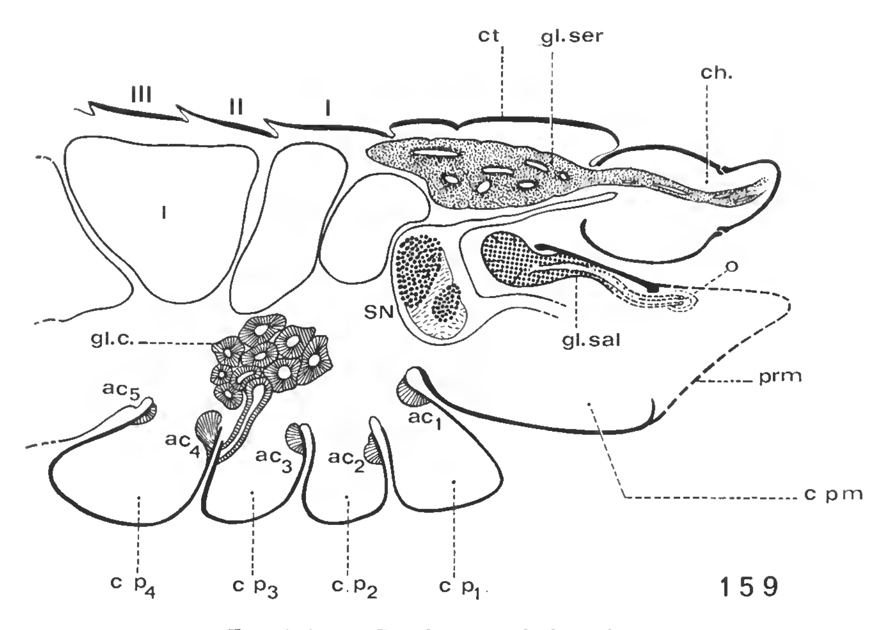


Fig. 159. — Glandes céphalothoraciques.

1. Nombre et situation

Cinq îlots glandulaires (fig. 159) ont été observés au niveau des articulations hanche-trochanter, et plus précisément au niveau de l'articulation hanche-trochanter des p1, p2, p3 et p4. La patte 4 possède deux acini : l'un, antérieur, développé (fig. 151 et 164) ; l'autre, postérieur, ne comprenant que quelques cellules (fig. 165).

Deux autres acini glandulaires sont localisés au niveau de l'articulation du doigt mobile sur la main des pattes-mâchoires (fig. 149). Des pores ont également été observés à la base du trochanter, du fémur, du tibia et de la main de la patte-mâchoire.

Deux acini de même structure sont situés latéralement, à la base du céphalothorax ; les pores sont localisés dans la membrane articulaire invaginée sous le céphalothorax et reliant celui-ci au tergite 1.

Des pores excréteurs ont été retrouvés à la base des différents articles des pattes ambulatoires : trochanter, pré- et télofémur, tibia, prétarse (fig. 150).

M. Vachon (1952) a signalé des petites plaques criblées (2 ou 3 pores), localisées ventralement et latéralement dans les pleures, en avant de chaque plaque ventrale. Il les considère (par analogie avec les plaques criblées des glandes accessoires ♂ et ♀) comme des orifices glandulaires. Ces plaques criblées sont certainement homologues des groupes de pores précédemment décrits.

2. Morphologie, histologie

Les glandes acineuses sont des formations hypodermiques : pendant la période de paralysie qui précède l'exuviation, les cellules hypodermiques se multiplient pour reconstituer un nouvel acinus (fig. 163).

Les acini ne sont pas morphologiquement identiques (fig. 161, 162, 164). Ils comprennent un nombre différent de cellules : les acini des hanches 1 sont nettement plus petits que ceux des hanches 2, 3 et 4. L'acinus postérieur de la hanche 4 est très particulier ; il n'est pas ovoïde comme les autres mais aplati, appliqué au tégument (fig. 165). Les acini des hanches 1, 2, 3, l'acinus antérieur de la hanche 4 et ceux du repli céphalothoracique postérieur latéral sont ovoïdes, massifs ; ceux du doigt mobile sont ovoïdes, longs, paraissant pédonculés par le rétrécissement des cellules au niveau des pores (fig. 45).

Le cytoplasme des cellules acineuses est spongieux, riche en vacuoles ; les sécrétions s'amassent dans la lumière de l'acinus et sont évacuées par des pores criblant le tégument. Les plaques criblées correspondant à chaque glande sont visibles en microscopie photonique sur le Pseudoscorpion traité par la potasse, et monté après dissection dans la gomme au chloral de Marc André (fig. 149, 150, 151). Les canalicules sont également visibles sur coupes histologiques (fig. 160 à 164).

L'état physiologique de l'animal ne paraît avoir aucune incidence sur la sécrétion des glandes acineuses, mais celles-ci sont histolysées lors de la période de paralysie ; elles ne jouent donc aucun rôle à ce moment. Elles ne fonctionnent pas de façon synchrone :

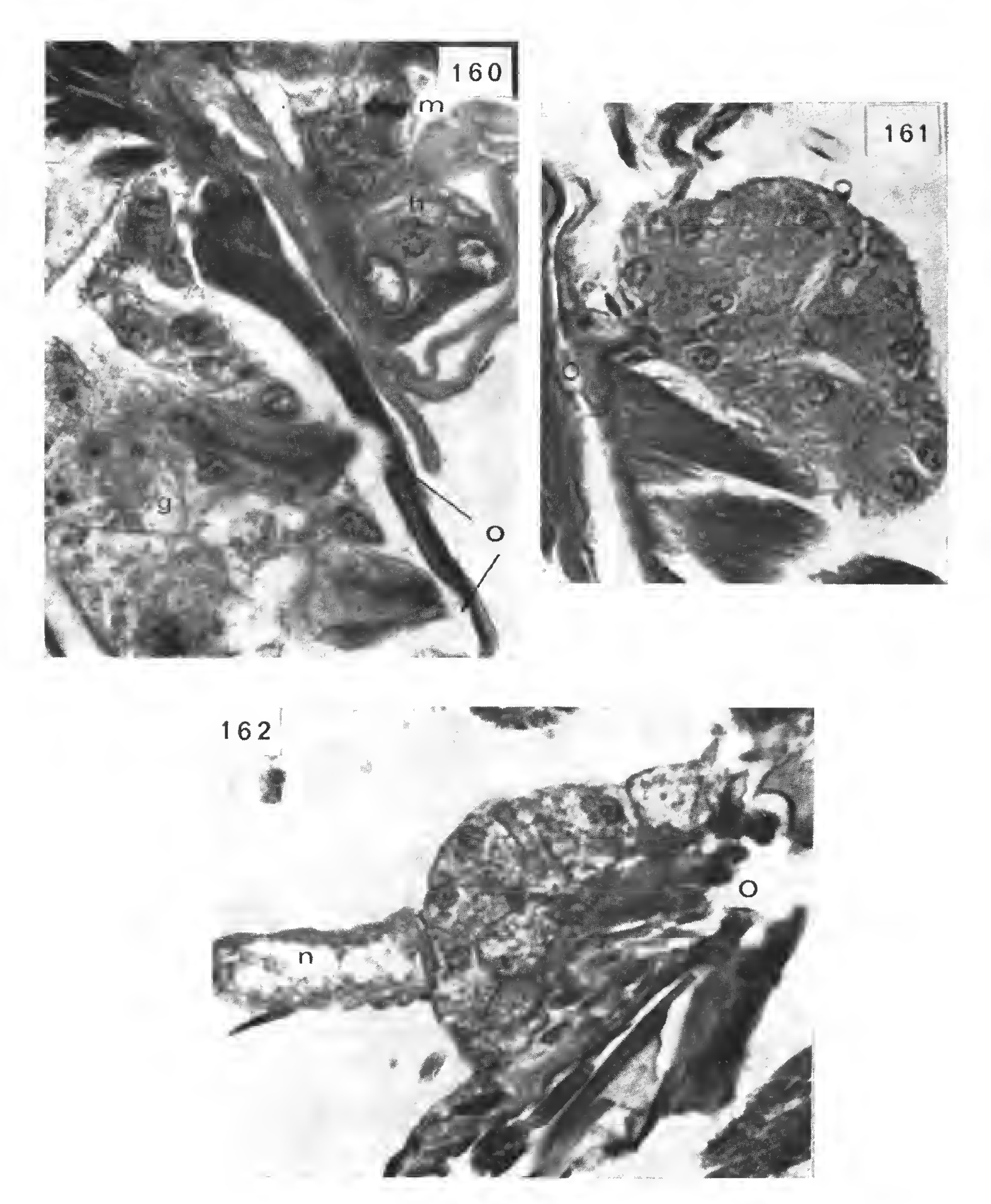


Fig. 160-162. — Acini glandulaires. 160, acinus excréteur d'une hanche, 20 jours après le dernier repas (période d'engourdissement), azan. Le cytoplasme est rempli de granulations de tailles différentes (g) ; 161-162, acini des pattes 2 et 3.

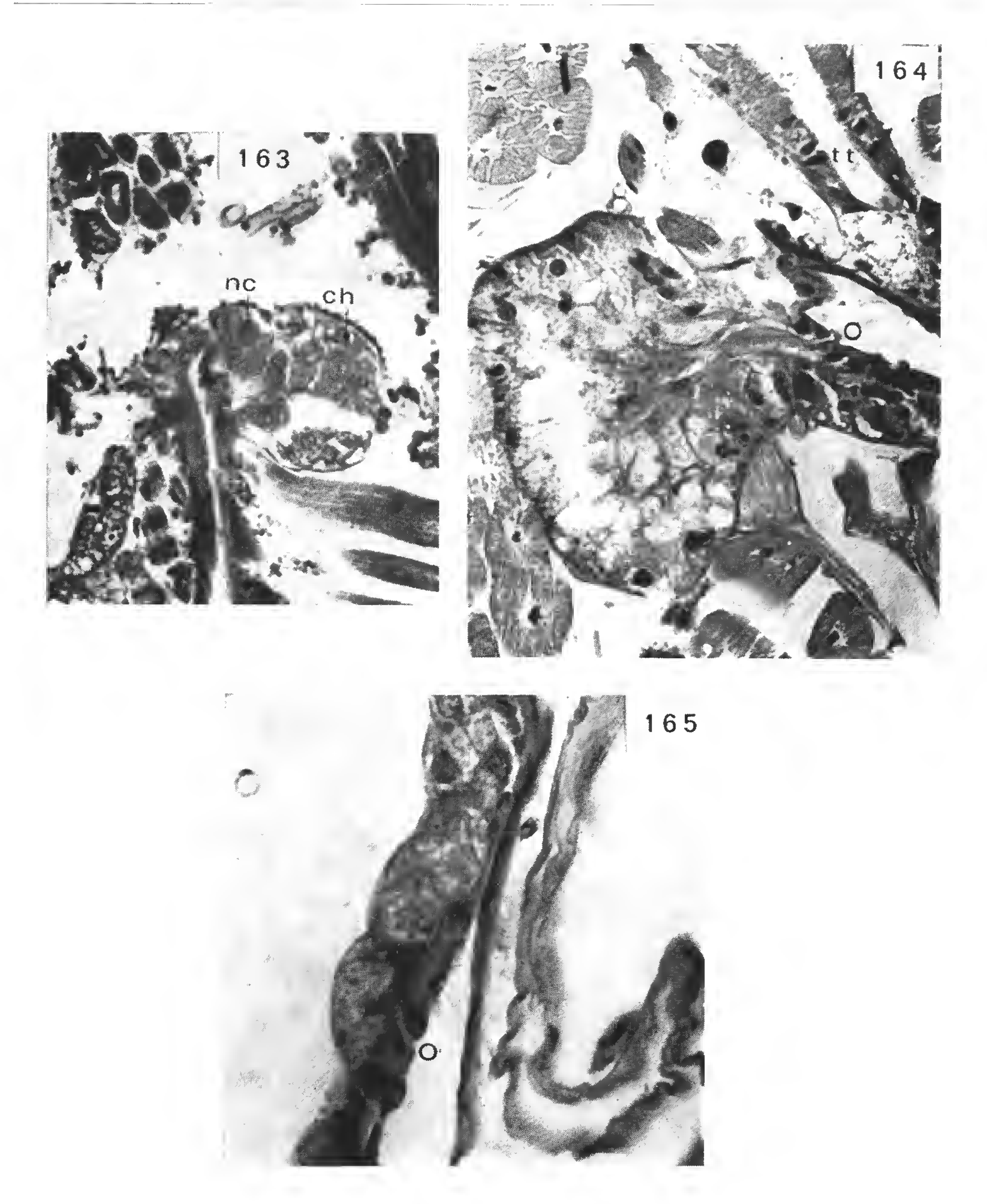


Fig. 163-165. — Acini glandulaires. 163, renouvellement de l'acinus de la hanche 4 pendant la phase d'engourdissement (20 jours après le dernier repas), azan. Coexistence de cellules histolysées (ch) et de nouvelles cellules (nc) ; 164, ♀, période de fécondation, acinus de la hanche 4, fuchsine paraldéhyde-trioxyhématéine ferrique-picro-indigocarmin ; 165, acinus postérieur plat de la hanche 4.

nous avons fréquemment observé des « décalages », des différences morphologiques entre les acini des quatre paires de hanches. Des figures d'accolement entre néphrocytes et glandes acineuses (fig. 162) suggèrent, ou des fonctions complémentaires, ou une identité de fonction ; en effet les granulations cytoplasmiques sécrétées présentent les mêmes affinités tinctoriales que celles des néphrocytes. La différence fondamentale reste donc la durée et le moment de sécrétion des deux types d'organes excréteurs ; alors que les glandes acineuses semblent surtout fonctionner en période d'activité, les néphrocytes paraissent n'être actifs que pendant trois ou quatre jours précédant l'exuviation.

3. **Métamérie**

La répartition régulière de certaines plaques criblées en relation avec des acini glandulaires au niveau des hanches (fig. 159), et des pleures (M. Vachon, 1952) pourrait évoquer à première vue une répartition métamérique mais l'existence de cribles de même nature à la base des différents articles de la patte-mâchoire et des pattes ambulatoires infirme cette possibilité. Nous ne croyons pas pouvoir homologuer les cribles observés à des orifices de glandes analogues aux glandes de Verson des Insectes.

En conclusion, les glandes acineuses, les néphrocytes, la glande coxale et les podocytes y attenant, semblent jouer un rôle dans les fonctions d'excrétion des Pseudoscorpions ; cependant, des différences existent, non seulement dans leur morphologie, mais aussi dans la durée et le moment de leur activité et ces différences méritent une étude plus approfondie.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous avons pu analyser, pour l'espèce *Neobisium caporiaccoi*, le déroulement du cycle d'intermue et le comparer au cycle du Solifuge *Othoes saharae* Panouse (Junqua, 1966).

Entre deux exuviations successives, le Pseudoscorpion passe :
— par une période de rétablissement (durcissement des téguments) ;
— par une période d'activité (le Pseudoscorpion chasse et s'alimente) ;
— par une phase d'engourdissement (qui débute par le refus de nourriture) ;
— par une phase de paralysie ou de retraite dans un nid, qui se termine par l'exuviation.

Des observations histologiques ont été faites, d'une part au cours de la vie adulte, pendant la période d'activité, avant et après l'absorption du spermatophore par les voies génitales femelles et, d'autre part, tout au long d'un cycle d'intermue.

Une première série de résultats concerne la localisation de différents îlots de cellules neurosécrétrices dans le système nerveux très condensé, la découverte des plaques paraganglionnaires : organes neurohémaux d'accumulation du matériel de neurosécrétion et de glandes rétrocérébrales (ganglions sympathiques modifiés, analogues aux organes de Schneider des Aranéides et aux ganglions de Police des Scorpions et qui sont constitués par les voies terminales de certains axones véhiculant du matériel de neurosécrétion). L'existence de deux « produits » de nature différente sécrétés par les cellules neurosécrétrices et l'intervention des hémocytes, transporteurs de l'un de ces produits, nous permettent d'appréhender et de définir les facteurs neurohumoraux intervenant dans l'ensemble des phénomènes métaboliques vitaux : mue, ovogenèse, spermatogenèse. Il ne semble pas qu'il existe chez les Arachnides (Scorpions, Araignées, Solifuges, Opilions) de glande de mue analogue à celle des Insectes et des Crustacés, mais nous suggérons qu'il peut y avoir différents types d'hormones sécrétées par des cellules différentes (ou se trouvant en états physiologiques différents) dont les unes, aboutissant aux plaques paraganglionnaires, seraient ensuite reprises et transformées par les hémocytes (qui peuvent franchir les parois du neurilemme par diapédèse) et dont les autres aboutiraient par voie axonale aux glandes rétrocérébrales.

Il est possible, après les travaux de C. JUBERTHIE (1972), d'établir un parallélisme entre le système neurosécréteur des Insectes et celui des Arachnides. Les plaques paraganglionnaires des Pseudoscorpions et, par conséquent, celles des autres Arachnides sont comparables aux *corpora cardiaca* primitifs de certains groupes d'Insectes, et les glandes rétrocérébrales analogues aux *corpora allata*.

L'étude du système nerveux des Pseudoscorpions nous a permis :

— de découvrir une chaîne latérale sympathique paire (ainsi se trouve confirmée en un premier temps l'hypothèse de R. LEGENDRE qui prévoyait l'existence de cette chaîne

sympathique chez l'ensemble des Arachnides) et le petit nerf des pattes-mâchoires (parallèle au grand nerf et appartenant probablement au système sympathique) qui dessert la glande salivaire ;

— de décrire l'innervation périphérique et plus particulièrement les organes proprio-récepteurs localisés au niveau des articulations hanche-trochanter, trochanter-fémur, doigt mobile-main de la pince ;

— de confirmer — grâce aux techniques particulières de coloration élective vitale par le bleu de méthylène (technique de Richard) et aux imprégnations argentiques (technique de Holmes modifiée) — le rôle sensoriel, vraisemblablement chémorécepteur, des chélicères.

L'étude histologique de différents organes tout au long du cycle d'intermue nous a apporté des résultats prometteurs :

1. D'ores et déjà nous considérons le corps parapharyngien comme un organe hématopoïétique probable, en raison de ses nombreuses transformations, de la nature de ses cellules qui se divisent activement au moment où les hémocytes se multiplient (fin de la période d'engourdissement — début de la période de paralysie), de l'absence d'autres organes hématopoïétiques identifiables.

2. La glande coxale présente un cycle sécrétoire unique, au cours de la période de paralysie, pendant 24 à 36 heures, et fonctionne à ce moment comme une glande muqueuse endocrine.

La phase d'activité de la glande coxale se produit en même temps que celle des podocytes et des néphrocytes. Leurs fonctions semblent donc complémentaires.

3. Des glandes acineuses sécrétrices existent au niveau des articulations hanche-trochanter des quatre paires de pattes ambulatoires, au niveau de l'articulation du doigt mobile sur la main des pattes-mâchoires et au niveau de la membrane tégumentaire souple reliant le bouclier céphalothoracique au tergite 1. Un cycle sécrétoire n'a pu être mis en évidence. Les glandes acineuses fonctionnent par intermittence et ne sont pas synchrones. Les néphrocytes, au contraire, paraissent n'être actifs, pendant la période de paralysie, que les trois ou quatre jours qui précèdent l'exuviation.

4. L'étude anatomique et histologique des pièces buccales nous oblige à apporter des modifications et des compléments à nos connaissances sur la nutrition et la digestion des Pseudoscorpions. Les deux faces de la lèvre inférieure et les faces internes en regard des lèvres supérieures sont striées. La reconstitution du mouvement des lèvres les unes par rapport aux autres en tenant compte des points fixes, nous amène à considérer celui-ci comme un mouvement partiel de rotation. La résultante du mouvement de rotation des deux surfaces striées (stries parallèles) est un phénomène de broyage.

Les faces externes des lèvres supérieures et les faces tégumentaires souples des lames maxillaires en regard portent de longues et fines expansions piliformes souvent disposées en pinceau : les particules alimentaires sont filtrées.

Les lames maxillaires, évaginations tégumentaires souples auxquelles correspond un hypoderme très plissé, peuvent être considérées comme un organe d'absorption prébuccal

dont la turgescence (par pression sanguine) permet en outre la fermeture de l'atrium buccal. Les changements cytologiques de l'hypoderme sont extrêmement nets lors de la diapause hivernale ou à partir de la période d'engourdissement, alors que l'animal ne se nourrit plus et pendant la période d'activité des stades nymphaires ou adulte.

Différentes glandes peuvent participer à la digestion externe : les glandes salivaires, les glandes de Wasmann qui s'étendent sur toute la longueur du pli ventral des lèvres supérieures, les glandes hypopharyngiennes de la lèvre inférieure.

En conclusion, s'il nous a été possible d'acquérir quelques connaissances supplémentaires sur l'anatomie et la biologie des Pseudoscorpions, il nous faut néanmoins reconnaître qu'en ce qui concerne le déterminisme de la mue, de l'ovogenèse et de la spermatogenèse, les phénomènes d'excrétion et de nutrition, nous n'avons fait qu' « approcher » ou que suggérer dans un travail préliminaire des explications possibles ; un important travail reste à faire pour résoudre les problèmes qui se présentent.

Remerciements

Je suis heureuse d'exprimer ma profonde reconnaissance à MM. les Professeurs M. Vachon, J. Millot, R. Legendre et A. Badonnel, au Dr C. Juberthie, pour leur aide dans la réalisation de ce travail, et pour leurs encouragements.

Je remercie également mes amis du Laboratoire de Zoologie, en particulier : Mmes Rebière, Prin, MM. Rebière, Gaillard, Déliot, pour les services qu'ils m'ont rendus à divers titres.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Des bibliographies complètes sont données dans les monographies et les ouvrages des auteurs dont le nom est précédé d'un astérisque.

Allégret, P., 1956. — Étude des glandes séricigènes des larves de Lépidoptères. Leur rôle dans la physiologie du développement. Thèse Univ. Paris, n° 3796.

Amouriq, L., 1959. — Étude des hémocytes de *Buthus occitanus* (Amor.) de *Porcellio wagneri* (Brandt) et de *Timarcha maritima* (Per.). *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, **39** (3-4) : 191-201.

Arvy, L., 1953. — Données histologiques sur la leucopoïèse chez quelques Lépidoptères. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **78** : 45-59.

Babu, K. S., 1961. — « Giant » fibres in the central nervous system of Scorpion. *J. anim. Morph. Physiol.*, **8** : 11-18.

— 1962. — Anatomy of central nervous system of Arachnids. Ph. D. Thesis Sri Venkateswara Univ., Tirupati, Andhra Pradesh, India. *Zool. Jb.* (Anat.).

— 1970. — Sur les glandes ecdysiales des Psocoptères. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **95** (4) : 861-868.

Barra, J. A., 1969. — Tégument des Collemboles. Présence d'hémocytes à granules dans le liquide exuvial au cours de la mue. *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **269** (9) : 902-903.

Beier, M., 1932*a*. — Pseudoscorpionidea = Afterskorpione. *In* : Handbuch der Zoologie ; Kükenthal Krumbach, III, 2e partie (5) : 117-192.

— 1932*b*. — Pseudoscorpionidea I, II. *In* : Das Tierreich, 58 Lief., Berlin Leipzig ; W. De Gruyter ed.

— 1947. — Die mit *praecipuum* Simon verwandten Arten der Gattung *Neobisium* (Pseudoscorp.). *Eos Madr.*, **23** : 165-183.

* — 1963. — Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione). *In* : Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, I ; Akademie Verlag, Berlin.

— 1964. — Pseudoskorpione aus dem Bucegi-Gebirge in Rumanien. *Zool. Anz.*, **173** (3) : 210-212.

Blanchard, E., 1852. — Arachnides. *In* : Organisation du règne animal, V. Masson et Ballière éd., Paris.

Boissin, L., 1970. — Gamétogenèse au cours du développement postembryonnaire et biologie de la reproduction chez *Hysterochelifer meridianus* (L. Koch) (Arachnides, Pseudoscorpions). Thèse Univ. Montpellier, AO 4242.

Boissin, L., et M. Cazal, 1969. — Étude du système nerveux et des glandes endocrines céphaliques de l'adulte femelle d'*Hysterochelifer meridianus* (L. K.) (Arachnide, Pseudoscorpion, Cheliferidae). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **94** (2) : 263-268.

Bonnet, P., 1930. — La mue, l'autotomie et la régénération chez les Araignées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **49** (2) : 237-700.

Bounhiol, J. J., 1938. — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères. *Bull. Biol.*, suppl., **24** : 1-199.

Bruntz, L., 1903. — Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. *Arch. Biol.*, **20** : 217-422.

*Bullock, T. H., et G. A. Horridge, 1965. — Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. W. H. Freeman and Co. ed., San Francisco, London.

Buxton, B. H., 1913. — Coxal glands of the Arachnids. *Zool. Jb.*, suppl., **14** : 231-282.

*Chamberlin, J. C., 1931. — The Arachnid order Chelonethida. *Stanford Univ. Publ.*, **7** (1) : 1-284.

Chaudonneret, J., 1965. — Une unité structurale : le métamère. *Cahiers Études biol.*, n°s 13-14-15 : 77-101.

*Chauvin, R., 1949. — Physiologie de l'Insecte. Publ. Ministère Agric., INRA, 619 p.

Christian, U., 1971. — Zur Feinstruktur der Trichobothrien der Winkelspinne, *Tegenaria derhami* (Scopoli) (Agelenidae, Araneae). *Cytobiologie*, **4** (2) : 172-185.

Corbière-Tichane, G., 1971. — Recherches sur l'équipement sensoriel du Coléoptère cavernicole. Thèse Fac. Sci., Univ. Provence, n° A.O. 5678, 65 p.

Cuenot, L., 1897. — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. *Arch. Anat. microsc.*, **1** : 1-153.

Dahl, G., 1885. — Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen. *Arch. mikr. Anat.*, **24** : 1-10.

Dawydoff, C., 1949. — Développement embryonnaire des Arachnides. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, VI : 320-385.

Deevey, G. B., 1941. — The blood-cells of haïtian *Tarantula* and their relation to the moulting cycle. *J. Morph.*, **68** : 457-487.

Dresco-Derouet, L., 1959. — Étude biologique comparée de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglophyles. *Arch. Zool. exp. gén.*, **98** (4) : 271-354.

Ferreira, A., 1968. — Contribution to the knowledge of cytology of two species of brasilian Scorpiones : *Opisthacanthus manauarensis* (Scorpiones, Scorpionidae) and *Bothriurus asper araguayae* (Scorpiones, Bothriuridae). *Ann. Acad. bras. Sci.*, **40** (1) : 97-99.

Gabbutt, P. D., 1965. — The external morphology and life history of the Pseudoscorpion *Neobisium muscorum*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **145** (3) : 335-358.

— 1969*a*. — A key to all stages of the british species of the family Neobisiidae (Pseudoscorpions : Diplosphyronida). *J. nat. Hist.*, **3** : 183.

— 1969*c*. — Pseudoscorpions : growth and trichobothria. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41** (1) : 135.

— 1970. — Sampling problems and the validity of life history analysis of Pseudoscorpions. *J. nat. Hist.*, **4** : 1.

Gabbutt, P. D., et M. Vachon, 1963. — The external morphology and life history of the Pseudoscorpion *Chthonius ischnocheles*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **140** (1) : 75.

Gabbutt, P. D., et M. Vachon, 1965. — The external morphology and life history of the Pseudoscorpion *Neobisium muscorum*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **145** (2) : 335.

Gabbutt, P. D., et M. Vachon, 1968. — The external morphology and life history of the Pseudoscorpion *Roncus lubricus*. *J. Zool. London*, **153** : 475.

Gabe, M., 1955. — Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, **44** (4) : 351-383.

* — 1967. — Neurosécrétion. Gauthier-Villars éd., Paris, 1091 p.

* — 1968. — Techniques histologiques. Masson et Cie éd., Paris.

— 1971. — Données histologiques sur le glomus coxal (massif préglomérulaire), glande de mue possible des Scorpions. *Ann. Sci. nat.*, Zool. Biol. anim., **13** (4) : 609-622.

Gersch, M., 1969. — Neurosecretory phenomena in Invertebrates. *Gen. Comp. Endocrinol.*, suppl. 2 : 553-564.

Gilbert, O., 1951. — Observations on the feeding of some british false scorpions. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **121** (3) : 545-555.

Glatz, L., 1970. — Corrélations entre la capture de la proie et les structures des pièces buccales chez les Uloboridae (Arachn., Araneae). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41** (suppl. 1) : 65-69.

Görner, P., 1969. — Trichobothrien, ein Ferntastsinnesorgan bei Webespinnen (Araneen). *Z. vergl. Physiol.*, **64** : 301-317.

Gossel, P., 1935. — Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnessorganes und Hautdrüsen der Cheliceraten und der Augen der Ixodiden. Dissert. Philos. Fak. Univ. Rostock.

Hanström, B., 1919. — Zur Kenntnis der zentralen Nervensystems der Arachnoiden und Pantopoden. Inaug. Diss., Lund. Akticbologet Skanksa.

Helversen, O. von, 1966. — Über die Homologie der Tasthaare bei Pseudoskorpionen. *Senckenberg. biol.*, **47** (3) : 185-195.

*Herman, W. S., 1967. — Les glandes ecdysiales des Arthropodes. *Intern. Rev. Cytol.*, **22** : 269-347.

Heurtault, J., 1966*b*. — Description d'une nouvelle espèce : *Neobisium* (*N.*) *caporiaccoi* (Arachnide, Pseudoscorpion, Neobisiidae) de la province de Belluno, en Italie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **38** (5) : 606-628.

— 1969*b*. — Neurosécrétion et glandes endocrines chez *Neobisium caporiaccoi* (Arachnides, Pseudoscorpions). *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **268** : 1105-1108.

— 1971. — Données complémentaires sur le complexe neuroendocrine rétrocérébral des Pseudoscorpions. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **272** : 1981-1983.

Heurtault, J., et J. F. Jézéquel, 1970. — Les organes propriorécepteurs des Pseudoscorpions. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41** (suppl. 1) : 54-58.

Hoffmann, C., 1967. — Structure et fonction des trichobothries d'*Euscorpius carpathicus* L. *Z. vergl. Physiol.*, **54** (2) : 290-351.

Holm, A., 1947. — On the development of *Opilio parietinus* Deg. *Zool. Bidr. Upps.*, **25** : 409-422.

HOLMGREN, E., 1896. — Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. *Anat. Anz.*, **12** : 449-457.

HOLMGREN, N., 1916. — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xyphosuren, Arachniden Crustaceen, Myriopoden und Insekten. *K. svenska Vetensk. Akad. Handl.*, **56** : 1-303.

HUNT, S., 1970. — Amino acid composition of silk from the Pseudoscorpion, *Neobisium maritimum* (Leach) : a possible link between the silk fibroins and the keratins. *Comp. Biochem. Physiol.*, **34** : 773-776.

JANETSCHEK, H., 1948. — Zur Brutbiologie von *Neobisium jugorum* (L. Koch) (Arachnoidea, Pseudoscorpiones). *Annln naturh. Mus. Wien*, **56** : 309-316.

JENKIN, P. M., et H. E. HINTON, 1966. — Apolysis in Arthropod moulting cycles. *Nature, Lond.*, **211** (5051) : 871.

JEUNIAUX, C., 1957. — Les enzymes d'origine épidermique au cours du phénomène de la mue chez les Insectes. Assoc. Fr. Avanc. Sci., Colloque sur Métamorph., Zool. Biol. anim., Périgueux. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, **2** : 77-84.

JOLY, P., 1966. — Corrélations existant entre la nutrition et les fonctions endocrines chez les Insectes. *Ann. Biol.*, 4e sér., **5** (3-4).

JUBERTHIE, C., 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. *Ann. Spéléol.*, **19** (1) : 1-238.

JUBERTHIE, C., et P. CASSAGNAU, 1971. — L'évolution du système neurosécréteur chez les Insectes ; l'importance des Collemboles et des autres Aptérygotes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **8** (1) : 59-80.

JUBERTHIE-JUPEAU, L., 1963. — Recherches sur la reproduction et la mue chez les Symphyles. *Arch. Zool. exp. gén.*, **102** (1), 172 p.

— 1964. — Recherche du stimulus déclenchant la mue lors de l'ablation des antennes chez les Symphyles (Myriapodes). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **259** : 658-659.

JONQUA, C., 1966. — Recherches biologiques et histophysiologiques sur un Solifuge saharien. Thèse Univ. Paris, n° 5537.

KOLLMANN, M., 1908. — Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. Masson éd., Paris.

— 1910. — Notes sur les fonctions de la glande lymphatique des Scorpionides. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **35** : 25-30.

LEGENDRE, R., 1953*a*. — Le système sympathique stomaco-gastrique (organe de Schneider) des Araignées du genre *Tegenaria*. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **237** : 1283-1285.

— 1953*b*. — Sur la structure et la fonction des acini gnathocoxaux chez les *Tegenaria* (Aranéides). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **237** : 106-108.

— 1954. — Données anatomiques sur le complexe neuro-endocrine rétrocérébral des Aranéides. *Ann. Sci. nat.*, Zool., **11** (16) : 419-426.

— 1956. — Les éléments neurosécréteurs de la masse nerveuse et leur cycle d'activité chez les Araignées. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **242** : 2254-2256.

* — 1959. — Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. Thèse Fac. Sci. Univ. Paris, Masson éd. : 339-473.

* — 1968. — Morphologie et développement des Chélicérates, Embryologie, développement et Anatomie des Xyphosures, Scorpions, Pseudoscorpions, Opilions, Palpigrades, Uropyges, Amblypyges, Solifuges et Pycnogonides. *Fortschr. Zool.*, **19**.

* — 1971. — État actuel de nos connaissances sur le développement embryonnaire et la croissance des Araignées. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **96** (1) : 93-114.

*LEGG, G., 1971. — Biologie de la reproduction chez quelques espèces de Pseudoscorpions britanniques. Thèse Univ. Manchester.

L'HELIAS, C., 1953. — L'organe leucopoïétique des Tenthrèdes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **78** : 76-83.

Martoja, R., et M. Martoja, 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson éd.

*Millot, J., 1926. — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Bull. Biol.*, suppl., **8** : 1-238.

— 1930. — Le tissu réticulé du céphalothorax des Aranéides et ses dérivés : néphrocytes et cellules endocrines. *Arch. Anat. micr.*, **26** : 43-81.

* — 1949*a*. — Classe des Arachnides 1 — Morphologie générale et anatomie interne. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, VI : 263-319.

Naisse, J., 1959. — Neurosécrétion et glandes endocrines chez les Opilions. *Arch. Biol.*, **70** (2) : 217-264.

Piete, C., 1971. — Granulocytes basophiles et éosinophiles sanguins dans diverses circonstances physiologiques et pathologiques. Thèse Pharm., Paris, **241**.

Policard, H., 1966. — Éléments de physiologie cellulaire. Masson éd., 435 p.

Possompes, B., 1953*a*. — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez *Calliphora erythrocephala* Meig. *Arch. Zool. exp. gén.*, **89** : 203-364.

— 1953*b*. — Les données expérimentales sur le déterminisme de la croissance des Insectes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **78** : 240-275.

Rasmont, R., 1959. — Structure et ultrastructure de la glande coxale d'un Scorpion. *Ann. Soc. zool. Belg.*, **89**, 1958 (1959) : 239-268.

Rathmayer, W., ct J. Koopmann, 1970. — Die Verteilung der Propriorezeptoren im Spinnenbein. Untersuchungen an der Vogelspinne, *Dugesiella hentzi* Chamb. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **66** (3) : 212-223.

Ressl, F., et M. Beier, 1958. — Zur Ökologie, Biologie und Phänologie der heimischen Pseudoskorpione. *Zool. Jb.* (Syst.), **86** : 1-26.

Schtschelkanowzeff, J. P., 1898. — Bau der weiblichen Organe der Pseudoscorpione. *Nachr. Ges. Fr. Nat. Moscou*, **86** : 1.

— 1902. — Ueber den Bau der Respirationsorgane bei der Pseudoscorpionen. *Zool. Anz.*, **25** : 126-133.

— 1903*a*. — Beiträge zur Kenntnis der Segmentierung und des Körperbaues der Pseudoscorpione. *Zool. Anz.*, **26** : 318-334.

— 1903*b*. — Matériel pour l'anatomie des Pseudoscorpions. Univ. Nat. Moscou, **26**, 202 p. (en russe).

— 1910. — Die Bau der männlichen Geschlechtsorgane von *Chelifer* und *Chernes*. Zur Kenntnis der Stellung der Chelonethi in System. *Festschr. z. 60. Geb. R. Hertwig*, **2** : 1-38.

*Simon, E., 1879. — Les Arachnides de France. VII, Paris.

Snodgrass, R. E, 1948. — The feeding organs of the Arachnida, including the mites and ticks. *Smithson. misc. Coll.*, **110** (10) : 1-93.

Vachon, M., 1932. — Recherches sur la biologie des Pseudoscorpionides. *Bull. scient. Bourgogne*, **2**, 6 p.

— 1934*a*. — Sur le développement postembryonnaire des Pseudoscorpionides. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **59** : 154-160.

— 1934*b*. — Sur le développement postembryonnaire des Pseudoscorpionides. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **59** : 405-416.

— 1934*c*. — Acte de nutrition d'un Pseudoscorpionide *Chelifer cancroides* L. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **198** : 1874.

— 1934*d*. — Sur la nutrition des Pseudoscorpionides. *Bull. scient. Bourgogne*, **4** : 38-55.

— 1935. — Sur le développement postembryonnaire des Pseudoscorpions : la mue. *Bull. scient. Bourgogne*, **5** : 21-29.

— 1936*a*. — Les stades du développement chez les Pseudoscorpions. Livre Jubilaire E. L. Bouvier.

— 1936*b*. — Sur le développement postembryonnaire des Pseudoscorpions (4e note). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **8** (1) : 77-83.

— 1938. — Recherches anatomiques et biologiques sur la reproduction et le développement des Pseudoscorpions. *Ann. Sci. nat.*, Zool. Biol. anim., 11e sér. : 1-207.

— 1941*a*. — *Chthonius tetrachelatus* P. (Pseudoscorpions) et ses formes immatures (1re note). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **13** (5) : 442-449.

— 1941*b*. — *Chthonius tetrachelatus* P. (Pseudoscorpions) et ses formes immatures (2e note). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **13** : 540-547.

— 1944. — L'appendice arachnidien et son évolution. Note préliminaire. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **69** : 172-179.

— 1948. — Quelques remarques sur le nettoyage des pattes-mâchoires et les glandes salivaires chez les Pseudoscorpions. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **20** : 162-164.

— 1949. — Ordre des Pseudoscorpions. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, VI : 437-481.

— 1951*a*. — Les glandes des chélicères des Pseudoscorpions. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **233** : 205-206.

— 1951*b*. — Sur les nids et spécialement les nids de ponte chez les Pseudoscorpions (Arachnides). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **23** (2) : 196-199.

— 1952. — Remarques préliminaires sur l'anatomie et la biologie de deux Pseudoscorpions très rares de la faune française : *Pseudoblothrus peyerimhoffi* (E. S.) et *Apocheiridium ferum* (E. S.). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **24** (6) : 536-539.

— 1953. — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement postembryonnaire chez les Araignées. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **25** (3) : 294-297.

— 1956. — 14e Congrès international de Zoologie de Copenhague. (Intervention à propos d'une note de L. Arvy : 479.)

— 1964*b*. — Sur l'établissement de formules précisant l'ordre d'apparition des trichobothries au cours du développement postembryonnaire des Pseudoscorpions (Arachnides). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **258** : 4839-4842.

— 1965*a*. — L'élément unitaire vu par un systématicien. *Cahiers d'Études biol.*, nos 13-14-15.

— 1965*b*. — Quelques remarques sur le genre *Neobisium* J. C. Chamberlin (Arachnides, Pseudoscorpions, Neobisiidae) à propos d'une espèce nouvelle *Neobisium (N.) gineti*, habitant les cavernes de l'est de la France. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **37** (4) : 645-658.

— 1966. — Les conduits évacuateurs des glandes chélicériennes chez les Pseudoscorpions (Arachn.). *Senckenberg. biol.*, **47** (1) : 29-34.

*Vandel, A., 1949. — Arthropodes : généralités. Composition de l'embranchement. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, VI : 79-158.

Weygoldt, P., 1964*a*. — Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen (Chelonethi). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **54** : 1-106.

— 1964*b*. — Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen II. *Zool. Beitr.*, **10** (3) : 353-368.

— 1965. — Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen III. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **55** (3) : 321-382.

— 1966*a*. — Moos- und Bücherskorpione. Die Neue Brehm-Bücherei.

* — 1969*b*. — The biology of Pseudoscorpions. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 145 p.

— 1970. — Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Pseudoscorpione II. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, **8** (4) : 241-259.

— Wigglesworth, V. B., 1954. — The physiology of Insect metamorphosis. Cambridge Univ. Press.

1955. — The role of haemocytes in the growth and moulting of an Insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. exp. Biol.*, **32** : 649-663.

— 1956. — The function of the amœbocytes during moulting in *Rhodnius*. *Ann. Sci. nat.*, Zool., **11** : 139-144.

Manuscrit déposé le 11 janvier 1973.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 124, mars-avril 1973,
Zoologie 96 : 561-670.

Achevé d'imprimer le 30 novembre 1973.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les artieles à publier doivent être adressés direetement au Seerétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront aecompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effeetué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être daetylographié à double interligne, avee une marge suffisante, reeto seulement. Pas de mots en majuseules, pas de soulignages (à l'exeeption des noms de genres et d'espèees soulignés d'un trait).

Il eonvient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux eompliqués devront être préparés de façon à pouvoir être eliehés eomme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs seeondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinet. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blane ou ealque, à l'enere de ehine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement eontrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Seerétariat, avee son manuserit. Les « eorrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être faeturées aux auteurs.

Ceux-ei recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des faseieules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque eentrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.